LABORATORIO DI FISIOLOGIA DELLA R. UNIVERSITÀ DI ROMA
DIRETTO DAL PROF. L. LUCIANI

19

CONTRIBUTO ALLO STUDIO DELLE FUNZIONI AUTONOME DEL MIDOLLO SPINALE

(Ricerche sperimentali sul midollo lombare degli uccelli)

DEL
Dott. ANTONINO CLEMENTI

Con 16 figure intercalate nel testo

ROMA
TIPOGRAFIA CUGGIANI
1912

C. S. Sherrington.

LABORATORIO DI FISIOLOGIA DELLA R. UNIVERSITÀ DI ROMA
DIRETTO DAL PROF. L. LUCIANI

19.

CONTRIBUTO ALLO STUDIO DELLE FUNZIONI AUTONOME DEL MIDOLLO SPINALE

(Ricerche sperimentali sul midollo lombare degli uccelli)

DEL

Dott. ANTONINO CLEMENTI

Con 16 figure intercalate nel testo

ROMA
TIPOGRAFIA CUGGIANI
1912

I.

INTRODUZIONE E SCHEMA GENERALE DEL LAVORO

Il problema della autonomia funzionale del sistema nervoso presenta uno speciale interesse dati gli stretti rapporti che esso ha con i problemi fondamentali della fisiologia e della morfologia generale del sistema nervoso.

Dinnanzi al fenomeno imponente che ci offre la filogenesi animale, rappresentato dallo scomparire di una struttura nettamente segmentale sia nell'architettura generale del corpo che in quella speciale del sistema nervoso e dal sorgere di centri nervosi superiori sempre più complicati e capaci di funzioni nuove e complesse, due tendenze si sono nettamente delineate nel campo della fisiologia del sistema nervoso: secondo l'una l'acquisto di nuove funzioni si è prodotto con un meccanismo di centralizzazione delle funzioni, che prima possedevano i singoli segmenti, secondo l'altra ciò è avvenuto pur restando i singoli segmenti funzionalmente indipendenti e autonomi.

Steiner (37) fondandosi su esperienze eseguite sopra diverse specie di animali sostenne che le funzioni primitivamente devolute ai centri segmentali del sistema nervoso sono emigrate nel corso dell'evoluzione e sono state assor-

bite poco a poco dai centri encefalici: sicchè questi ultimi avrebbero finito per acquistare quasi tutte le funzioni di coordinazione dei movimenti e per tenere i centri inferiori in una condizione di assoluta soggezione.

Bickel (9), Loeb (26) ed altri sono sorti contro questa tendenza e in base alle loro ricerche negano ai centri superiori l'ufficio di coordinazione dei movimenti e considerano il sistema nervoso come un complesso di gangli segmentali autonomi e la coordinazione dei movimenti come prodotta dall'azione sinergica di tali centri, e non dall'azione coordinatrice di centri superiori.

È certamente innegabile, che la teoria segmentale del sistema nervoso è in pieno accordo coi fatti, per quanto si riferisce alle funzioni del sistema nervoso di molti invertebrati.

Senza stare a riferire le numerose ricerche sperimentali che confermano questa asserzione (vedi Baglioni (5)), ricorderò i risultati delle mie ricerche eseguite sui Miriopodi (*Julus terrestris*) intorno ai meccanismi nervosi, che ne regolano la coordinazione dei movimenti locomotorici (14): da esse risulta dimostrato che è possibile il « permanere di una locomozione coordinata tra le diverse parti in cui rimane diviso l'animale, dopo la sezione della catena nervosa » e che tale possibilità è dovuta « all'esistenza di meccanismi nettamente segmentali autonomi collegati alla sensibilità interna muscolare articolare degli arti ».

Non può dirsi lo stesso per quanto si riferisce ai vertebrati superiori. Ancora l'indagine sperimentale non ha definitivamente stabilito fino a che punto la teoria segmentale del sistema nervoso può applicarsi al sistema nervoso dei vertebrati superiori.

Lo studio delle attività autonome del neurasse dei vertebrati superiori si è svolto specialmente sul midollo lombare.

poichè questa porzione si presta meglio delle altre ad essere isolata senza compromettere la vita dell'animale.

Goltz (24) pel primo riuscì a conservare a lungo in vita dei cani ai quali aveva praticata la sezione trasversale del midollo spinale.

Freusberg (21) in seguito e poi Sherington (34) hanno studiato dettagliatamente gli effetti della sezione del midollo lombare nel cane: essi hanno trovato nel tratto di midollo isolato dal resto dell'asse cerebro-spinale delle funzioni di una complessità insospettata.

Philipson (31) ripetendo le ricerche di Goltz e Freusberg sull'autonomia del midollo lombare del cane, potè stabilire che il midollo lombare isolato dal resto del neurasse è capace nel cane di realizzare la coordinazione motrice necessaria ai due tipi locomotori: galoppo e trotto.

Con le presenti ricerche eseguite sul midollo lombare degli uccelli mi sono proposto di portare un nuovo contributo sperimentale a questo capitolo della fisiologia del sistema nervoso, che studia le funzioni autonome del neurasse.

La ragione poi che mi ha indotto a scegliere gli uccelli come animali di esperimento, è duplice: da una parte la scarsa e incompleta conoscenza, che finora abbiamo delle funzioni del midollo spinale di questi animali rispetto a quanto già è noto intorno alle funzioni del midollo spinale degli anfibi e dei mammiferi; d'altra parte il fatto che gli uccelli rappresentano (dopo l'uomo) i soli vertebrati che possiedono una locomozione bipede e una netta differenziazione morfologica e funzionale delle estremità anteriori rispetto alle posteriori.

Oggetto delle mie esperienze sono stati il colombo *(Columba domestica)* adulto e neonato, il pollo *(Gallus italicus)* e l'anitra *(Anas domestica)*. Colla prima serie di esperienze mi sono sforzato di mettere in evidenza il determinismo e il

significato di alcuni riflessi poco noti del midollo lombare del colombo. Colla seconda serie ho ricercato se esiste o meno un'analogia tra i riflessi del midollo lombare del pollo e i riflessi del midollo lombare del colombo. Colla terza serie ho studiato le attività autonome del midollo lombare del colombo neonato e come esse si modificano nei primi giorni dopo la nascita; ciò mi sembrava doppiamente interessante a conoscere non solo dal punto di vista dello studio dell'ontogenesi dei riflessi, ma anche e specialmente pel fatto che il colombo appena nato è incapace di locomoversi e di reggersi sugli arti e acquista tale possibilità solo dopo 13 o 15 giorni dalla nascita. Colla quarta serie di esperienze ho studiato i movimenti ritmici alterni di nuoto degli arti che si presentano nel midollo lombare isolato dell'anitra e ho ricercato per quali fattori e per quali meccanismi nervosi essi si manifestano. Colla quinta serie ho voluto assodare definitivamente l'esistenza di movimenti di equilibrazione, che sieno indipendenti dai canali semicircolari e dipendenti direttamente da meccanismi autonomi localizzati nei centri nervosi del midollo lombare. Colla sesta serie di esperienze infine ho studiato l'azione di alcuni farmaci (stricnina, curaro) sull'attività del midollo lombare in svariate condizioni sperimentali.

Ho così cercato di esaurire, per quanto completamente è possibile, lo studio sperimentale delle principali quistioni che si riferiscono *alle attività autonome del midollo lombare degli uccelli*.

II.

SUL DETERMINISMO DI ALCUNI RIFLESSI DEL MIDOLLO LOMBARE DEL COLOMBO

I. — Ricerche precedenti.

Ricerche sulle attività autonome del midollo lombare di colombo furono eseguite da SINGER (36) prima (1884) e da BAGLIONI e MATTEUCCI (8) più recentemente (1909), dopo le osservazioni iniziali fatte da M. SCHIFF (33) nel 1858.

SINGER mise in evidenza ed analizzò numerosi riflessi tra cui il più importante è certo quello che si riferisce ai riflessi degli arti posteriori di estensione e di flessione altorna.

A proposito di questi ultimi, da lui interpretati come riflessi antagonisti, egli dice: « Si vede facilmente come qui si tratta di un complesso di movimenti localizzati nel midollo lombare, che ha bisogno di una semplice azione innervativa del cervello anteriore dell'animale per decorrere meccanicamente ».

Dopo avere identificato colle sensazioni muscolari lo stimolo che determina questi movimenti alterni, aggiunge: « Noi troviamo forse un'analogia pei riflessi ritmici, provocati in questi movimenti da stimoli sensitivi diversi, nell'influenza dimostrata da HERING e BREUER della stimolazione delle terminazioni del vago polmonare, a seconda delle condizioni di tensione del tessuto polmonare, sui moti respiratorî ».

BAGLIONI e MATTEUCCI (8) dalla analisi dei riflessi del midollo lombare del colombo e della natura degli stimoli e delle condizioni sperimentali, che ne determinano l'insorgere,

l'inibizione e l'agevolazione, poterono venire alla conclusione, che il tratto lombare del midollo del colombo è sede di molti atti coordinati semplici e complessi, tra cui il complesso atto riflesso della deambulazione, e che gli stimoli, che determinano o inibiscono gli atti riflessi, possono essere localizzati variamente alla periferia: *a)* nella cute degli arti, come è il caso pei riflessi di estensione tonica del piede, di retrazione del medesimo e della deambulazione: *b)* nell'interno degli organi (muscoli, articolazioni) come è il caso pei riflessi degli arti antagonisti ai movimenti passivi dei medesimi.

II. — **Ricerche personali.**

I precedenti autori hanno accennato all'esistenza di movimenti riflessi del codrione e degli arti del colombo, col midollo separato dai centri superiori che insorgono in seguito a *cambiamenti passivi di posizione del corpo.*

Rispetto all'interpretazione di tali movimenti riflessi, il Singer dopo avere escluso che lo stimolo sia rappresentato dalla pressione aerea, come pure dal modico movimento passivo delle penne, non vide altra possibilità che di riferire al cambiamento di posizione dei visceri il punto di partenza dell'eccitamento. Baglioni e Matteucci non emisero alcun giudizio intorno al loro determinismo, poichè si occuparono dell'analisi dei riflessi ambulatorii, e non esitarono a dichiararli « di più difficile interpretazione dei primi ».

Con ricerche già pubblicate (13) io ho cercato di analizzare tali riflessi e le condizioni sperimentali che determinano e regolano il loro insorgere, e sono venuto alle seguenti *conclusioni:*

1ª Il midollo lombare del colombo è sede di una serie di riflessi, i quali determinano *movimenti coordinati* delle timoniere, degli arti e del codrione.

2ª Alcuni di questi riflessi hanno luogo in seguito a *stimoli tattili cutanei,* localizzati nella cute della ghiandola del codrione nel caso dello slargamento delle timoniere e nella cute di varî punti della regione lombare e pettorale inferiore.

3ª Gli altri riflessi hanno luogo in seguito a svariati *cambiamenti passivi di posizione* che si fanno subire all'animale.

Gli stimoli determinanti l'insorgere di tali riflessi possono essere localizzati variamente: nelle superfici articolari degli arti, nel caso del riflesso di flessione ventrale del codrione in seguito alla flessione degli arti; nella superficie articolare dorsale dell'articolazione del codrione, nel caso del riflesso di slargamento delle timoniere durante la rotazione sull'asse trasversale; e nelle superfici laterali dell'articolazione del codrione nel caso del riflesso degli arti in seguito alla rotazione sull'asse longitudinale. Quest'ultimo riflesso da me illustrato presenta i caratteri fondamentali dei movimenti riflessi alterni ed è quindi analogo a quello ambulatorio descritto dal SINGER e da BAGLIONI e MATTEUCCI nel colombo lombare, e a quello dei muscoli respiratori descritto da BAGLIONI nel coniglio.

Anche la genesi dei riflessi determinati da cambiamenti passivi di posizione deve dunque riferirsi a stimoli agenti sul « territorio recettivo proprio di *Sherrington* » e propriamente sulle superfici articolari degli arti e del codrione e non, come voleva il SINGER, a ipotetici cambiamenti di posizione dei visceri.

4ª Quanto al loro significato questi riflessi entrano nella categoria generale dei riflessi a funzione protettiva e, più propriamente nella categoria dei riflessi deputati a correggere *le posizioni incongrue* e a presiedere al *mantenimento dell'equilibrio corporeo,* secondo quanto resulta dalla loro presenza nell'animale normale durante la stazione su di un'asse orizzontale e dall'analisi sperimentale di essi.

5ª Tale essendo il loro significato, acquista una base sperimentale la tesi, che l'asse spinale, almeno nel colombo, contiene in sè congegni atti a reagire indipendentemente dalla influenza dei centri superiori, a spostamenti della posizione del corpo con acconci movimenti riflessi, che tendono a ristabilire la normale posizione di equilibrio.

III.

SUI RIFLESSI DEL MIDOLLO LOMBARE DEL POLLO

I. — **Scopo delle ricerche.**

Sui riflessi del midollo lombare del pollo non esistono finora ricerche sperimentali.

Mi è sembrato non privo di interesse di analizzare i riflessi del midollo lombare del pollo per ricercare fino a che punto essi sono analoghi e in che differiscono dai riflessi del midollo lombare del colombo.

Tecnica.

Il taglio del midollo spinale nel pollo è più indaginoso di quello del colombo.

Il pollo presenta una minore resistenza all'atto operativo: è necessario per la sopravvivenza dell'animale usare delle cautele antisettiche che non sono necessarie nel caso del colombo: io ho trovato utile la disinfezione della ferita con tintura di iodo per impedire l'insorgere dei fenomeni suppurativi, che in caso diverso compromettono la sopravvivenza dell'animale.

Operai 5 galline e 1 gallo: 2 galline morirono subito dopo la sezione del midollo, le altre sono sopravvissute variamente da 4 a 20 giorni.

Fenomeni riflessi del treno posteriore nel pollo normale.

I movimenti di inclinazione del corpo sull'asse trasversale determinano accentuati movimenti del codrione; quest'ultimo, com'è noto, differisce da quello del colombo, perchè le timoniere stanno distribuite su due piani disposti quasi verticalmente e che normalmente stanno quasi addossati l'uno all'altro.

Se l'inclinazione del corpo si fa dall'indietro in avanti il codrione si apre e si solleva verso il dorso: se l'inclinazione avviene dall'avanti all'indietro il codrione slargato si abbassa.

Questi riflessi sono molto più accentuati se gli arti poggiano su un'asse trasversale.

Fenomeni che si osservano nel pollo lombare.

1. *Fenomeni, che si osservano subito dopo la sezione del midollo.*

L'animale perde la capacità di reggersi sugli arti: nei movimenti di inclinazione del corpo sull'asse trasversale il codrione non reagisce. Stimoli tattili sulla cute della ghiandola del codrione sono inefficaci: movimenti passivi impressi a un arto sono parimenti inefficaci. Compressioni forti su un piede determinano la retrazione dell'arto.

2. *Fenomeni che si osservano a distanza.*

1° *Riflessi in rapporto alla sensibilità tattile della ghiandola del codrione.* — Come nel colombo, la stimolazione tattile della cute della ghiandola del codrione determina l'insorgere di movimenti riflessi a carico della coda. Se con la punta di uno specillo si stimola la superficie della ghiandola in questione, si osservano movimenti *in toto* del codrione verso il lato *stimolato* o verso il lato *opposto*. Non si osserva,

come io ho visto nel colombo (loc. citato), un contemporaneo slargamento del codrione, nè come vedremo nell'anitra una reazione complessa degli arti.

2° *Riflesso tonico di estensione.* — Il semplice contatto di un dito con la pianta del piede e la leggera pressione così esercitata sull'arto non sono spesso sufficienti come nel colombo a destare il riflesso in questione. Se si afferrano le dita e si estendono piegandole verso la superficie dorsale e contemporaneamente si preme come per flettere l'arto, *cessata la compressione* generalmente l'arto si estende e così in stato di *estensione tonica attiva* permane per qualche secondo.

Questo modo di presentarsi del riflesso tonico di estensione degli arti si osserva nei primi giorni dopo l'operazione e persino poco tempo dopo l'operazione.

Interpretazione. — Questa modalità diversa nell'insorgere del riflesso tonico di estensione degli arti che si osserva nel pollo rispetto al colombo, cioè la permanenza del riflesso dopo che è cessata la pressione esercitata sulla pianta del piede, probabilmente rappresenta un fatto di maggiore adattamento alla locomozione terrestre del pollo rispetto al colombo.

3° *Riflessi determinati da movimenti passivi impressi a un solo arto.* — La flessione accentuata di un arto e il contemporaneo spostamento di esso in avanti determina l'estensione dell'arto opposto.

La estensione accentuata di un arto determina la flessione dell'arto opposto. Questo riflesso presenta una completa analogia con quanto si osserva nel colombo.

4° *Riflessi provocati da spostamenti passivi del codrione.* — Se si flette verso un lato il codrione, in modo che esso faccia un angolo retto coll'asse longitudinale del corpo, *l'arto del lato opposto si retrae* e *l'arto dello stesso lato si estende tonicamente* e in tale posizione permane finchè si tiene flesso

il codrione; se però si flette repentinamente il codrione verso il lato opposto, l'arto prima retratto si estende e quello esteso si retrae; questo ritmo può determinarsi per parecchie volte.

Il suddescritto riflesso caratteristico degli arti può ottenersi se si esercita con un dito una *pressione* sull'articolazione del codrione in corrispondenza di una delle sue estremità laterali.

Interpretazione. — Come nel colombo, anche nel pollo insorge nelle estremità laterali del codrione in seguito alla flessione laterale del medesimo uno stimolo capace di determinare il descritto movimento coordinato degli arti.

5° *Riflessi da cambiamenti passivi di posizione del corpo.* — Quando si sospende l'animale per le ali se gli si fanno compiere movimenti di altalena si osserva slargamento delle timoniere e movimenti di innalzamento e di abbassamento del codrione se il movimento è rapido. Se il movimento è lento si osserva che l'abbassamento del codrione aumenta se si inclina il corpo verso l'estremo cefalico.

6° *Riflessi da stimoli tattili applicati alla cute degli arti.* — In genere la cute dell'arto del pollo è poco sensibile alle compressioni: bisogna che esse sieno energiche o che si esegua una puntura con uno spillo perchè l'arto reagisca con una serie di movimenti poco accentuati di retrazione ed estensione, che finiscono colla retrazione dell'arto stesso.

II. — **Conclusioni.**

Dai fatti suesposti risulta quanto segue:

1° Il midollo lombare del pollo, come quello del colombo, è sede di una serie di riflessi, che determinano movimenti coordinati delle timoniere, degli arti e del codrione.

2° Gli stimoli che determinano tali riflessi possono essere localizzati o nella cute della superficie del corpo inferiore o nell'interno degli organi (muscoli, articolazioni).

3° Tra i riflessi in rapporto con quest'ultimi è notevole il movimento antagonista coordinato dei due arti dipendente dalla sensibilità interna dell'articolazione del codrione.

4° La durata del riflesso tonico degli arti, maggiore rispetto a quella del colombo, è presumibilmente da mettersi in rapporto con un più accentuato adattamento del midollo lombare del pollo alla locomozione terrestre rispetto a quello del colombo.

IV.

SUI RIFLESSI DEL MIDOLLO LOMBARE SEPARATO DAI CENTRI SUPERIORI NEL COLOMBO NEONATO

I. — Ricerche precedenti sui riflessi del midollo spinale dei vertebrati neonati.

Intorno allo sviluppo ontegenetico delle funzioni del sistema nervoso non esistono ricerche numerose: si può affermare che questo capitolo della fisiologia del sistema nervoso attende ancora il suo svolgimento.

L'attenzione degli autori si è rivolta allo studio dei riflessi dell'embrione, piuttosto che a quelli del neonato.

I riflessi dell'embrione furono studiati nelle larve di anfibii e nell'embrione di pollo: i riflessi del neonato furono studiati prevalentemente nei mammiferi (neonati umani e cavie).

Babàc (2) ha studiato nelle larve di rana le trasformazioni, che subisce durante l'accrescimento l'attività coordinatrice del midollo spinale: egli trovò che le rane giovani possiedono dopo la sezione del midollo spinale una capacità e un'attività di coordinazione e di locomozione maggiore rispetto alle rane adulte.

Giardina (23) ha trovato un comportamento diverso rispetto alle attività nervose automatiche e riflesse del midollo spinale di *Discoglossus Pictus*, secondo che eseguiva la sezione del midollo spinale nelle larve, o nei girini a sviluppo avanzato.

Babàc (3) ha rilevato un altro carattere differenziale di natura fisiologica tra midollo spinale adulto e midollo spinale embrionale negli animali a sangue freddo; egli ha visto che lo shock in seguito alla sezione del midollo spinale, nelle larve di anuri e nelle rane giovanissime manca o è piccolissimo di fronte a quanto è dato osservare nell'animale adulto.

I movimenti dell'embrione di pollo prima della sua uscita dall'uovo furono descritti da svariati autori e più recentemente da Fano (18) e Preyer (32). Quest'ultimo autore ha visto nell'uovo di pollo comparire i primi movimenti riflessi l'8°, o 9° giorno di incubazione, e l'11° giorno il primo movimento di deglutizione: già al 18° giorno l'eccitazione meccanica di una zampa determina la flessione di tutto il tronco verso un lato.

Preyer ha inoltre portata la sua attenzione sui movimenti riflessi dell'embrione di cavia; tutti i movimenti automatici o riflessi, che nella cavia si presentano al momento della nascita, si stabiliscono secondo questo autore già dopo l'8ª settimana.

Sui riflessi dei neonati si hanno poche notizie: la maggior parte di esse si riferisce ai neonati umani.

Ad esempio il riflesso patellare è stato studiato nei bambini da Cattaneo (11), da Noica e Marbe e da altri, ed è stato trovato presente fin dai primi giorni di vita. Il riflesso rotuleo è presente nel bambino secondo alcuni (Bychowski (10), solo alcuni mesi dopo la nascita, secondo altri (Noica e Marbe) esso è presente in tutti i neonati.

Recentemente il riflesso omolaterale dell'arto posteriore del *Mus rattus* è stato studiato diffusamente da GINO CESANA (12), che ne ha seguito le modificazioni parallelamente col crescere dell'animale e coll'evolversi del suo sistema nervoso centrale dagli ultimi giorni di vita intrauterina fino all'età adulta. I fatti principali che potè constatare sono i seguenti: La sezione del midollo sotto il bulbo determina la cessazione di qualunque movimento automatico, mentre i riflessi sono conservati. La forma della contrazione riflessa dell'arto è caratteristica nel neonato e la sua durata assai lunga rispetto a quella dell'adulto, con un periodo di ascesa, di stato e di discesa lentissimo; col crescere dell'animale la contrazione si fa sempre più rapida e muta aspetto. Anche il periodo di latenza nel neonato è assai lungo e va gradatamente facendosi più breve mano mano che l'animale cresce. Fin dal primo giorno di vita esistono oscillazioni nell'altezza delle contrazioni riflesse, che, contrariamente a quanto avviene nell'adulto, persistono anche dopo sezione del midollo sotto il bulbo.

ADUCCO (1) poi ha dimostrato indirettamente la minore eccitabilità dei centri nervosi negli animali più giovani in confronto dei più adulti, avendo trovato che il taglio del vago simpatico nel primo mese di vita produce sulla respirazione e sulla pressione sanguigna effetti diversi, che non in altri periodi di vita.

II. — **Ricerche personali.**

SCOPO DELLE RICERCHE.

Sui riflessi del midollo spinale del *colombo neonato* non possediamo finora alcuna notizia, nè, tanto meno, esistono in proposito ricerche sperimentali. Io ho perciò intrapreso le presenti esperienze proponendomi di presentare un'analisi

delle attività riflesse del midollo lombare del colombo neonato, per quanto è possibile, completa. Ho avuto di mira i seguenti principali obbiettivi: 1° Ricercare se l'animale neonato possiede tutti i riflessi che sono presenti nel midollo lombare del colombo adulto. 2° Stabilire se, entro il periodo di tempo in cui è possibile tenere in vita l'animale operato, i riflessi in questione si modificano o si accrescono di numero. 3° Vedere se nell'animale neonato esiste un'autonomia a carico delle funzioni principali del midollo lombare così spiccata come è dato rilevare nell'adulto. 4° Ricercare se esistono fenomeni di natura fisiologica di origine spinale, che possano aiutarci a comprendere, perchè il colombo nei primi giorni dopo la sua uscita dall'uovo, a differenza del pulcino, non è in grado di reggersi in piedi, nè di locomoversi.

Come si vedrà, questi quesiti risultano in parte risolti dalle presenti ricerche, che valgono a mettere in evidenza alcuni fatti, che in un futuro tentativo di spiegazione della incapacità a locomoversi del colombo neonato, debbono essere tenuti presenti.

Tecnica.

Procedevo alla sezione del midollo spinale dei piccioni neonati, facendo due incisioni mediane sulla pelle, lunghe 8 mm. circa ai lati della colonna vertebrale, immediatamente al disopra delle ossa iliache; quindi con una forbice passavo alla sezione della colonna vertebrale che non essendo completamente ossificata in questo periodo, ha una superficie di taglio bianca che può simulare la sostanza nervosa: si aveva in questo momento una emorragia notevole che frenavo comprimendo per qualche minuto contro la ferita del cotone idrofilo: procedevo poi per tentativi alla sezione del midollo o con la forbice o con una pinza a punte assai sottili. In questo momento bisogna andare cauti, poichè si possono spesso deter-

minare delle forti emorragie interne, per cui il piccione soccombe quasi subito.

Per assicurarmi che la sezione del midollo era avvenuta, io ricercavo se forti stimoli portati sul treno posteriore destavano o meno movimenti riflessi nelle ali.

Quindi suturavo con punti di sutura staccati e riponevo l'animale nel nido.

Esperienze.

Furono operati in tutto 21 piccioni neonati di cui 16 sopravvissero all'operazione da 24 ore a 5 giorni.

La non lunga durata della sopravvivenza dei piccioni neonati è dovuta in parte alla gravità dell'operazione in animali così deboli, e in parte alla tendenza, che i genitori mostrano a non curarsi più dei piccoli operati, per cui questi spesso muoiono non tanto per effetto dell'operazione, quanto per inedia.

Per amore di brevità rinuncio a trascrivere per esteso i protocolli delle esperienze; descriverò prima i riflessi dell'animale normale.

Riflessi del colombo neonato normale.

Il colombo dopo 24-48 ore dalla nascita è incapace di reggersi sugli arti e di locomoversi (i primi tentativi efficaci di locomozione appariscono verso il 14°-16° giorno di vita). Esso sta appoggiato alla superficie del nido colla faccia ventrale del corpo. In genere a questa età ha le palpebre chiuse e non reagisce ai rumori, è invece assai sensibile ai movimenti e ai cambiamenti passivi di posizione. Ad ogni movimento di inclinazione in avanti, che si faccia subire al piano su cui giace, l'animale reagisce estendendo le ali (ancora prive di piume) e portandole in avanti e fissando

l'estremità anteriore di esse contro il terreno. Contemporaneamente il codrione (anch'esso privo di piume e di penne) esegue un movimento brusco di innalzamento e di flessione verso il dorso, mentre gli arti reagiscono per contribuire ad opporsi alla caduta in avanti del corpo.

Nel movimento passivo di inclinazione all'indietro del piano su cui l'animale giace, gli arti si flettono e tendono ad aggrapparsi per opporsi alla caduta all'indietro del corpo.

Facendo giacere l'animale sul dorso, gli arti stanno in semiflessione.

Avvicinando alla pianta del piede un corpo sottile le dita si flettono per afferrarlo. Qualche volta invece l'animale reagisce con movimenti ripetuti di estensione degli arti.

Fenomeni
osservati dopo la sezione del midollo spinale.

1. *Fenomeni che si osservano subito dopo il taglio.* — Subito dopo cessato il taglio del midollo i movimenti di intenso scuotimento del corpo posteriore e i movimenti in senso laterale del codrione, che è dato osservare nel colombo adulto, *mancano nel neonato.* Per ciò che si riferisce alle attività riflesse, subito dopo il taglio non si ha un comportamento assolutamente costante: però in genere, a differenza di quanto avviene nel colombo adulto, quasi *tutti i riflessi* che si osservano più tardi, compresi i riflessi in rapporto alla sensibilità articolare-muscolare, *si osservano* immediatamente dopo il taglio. Ciò dimostra che nel piccione neonato mancano generalmente i fenomeni di shock, che si osservano nell'animale adulto dopo la sezione del midollo spinale. La mancanza dello shock nel neonato rappresenta un carattere differenziale notevole di *natura fisiologica* tra midollo spinale del colombo *neonato* e midollo spinale del colombo *adulto;* il

caso del colombo è il secondo caso finora descritto, dopo quello del *Mus rattus* di Cesana (12), di mancanza dei fenomeni di shock in neonati di animali a sangue caldo: del suo significato mi occuperò più tardi.

2. *Fenomeni di deficienza.* — Il fenomeno di deficienza più importante e più costante, dopo la cessazione di ogni movimento a carattere automatico a carico del midollo lombare, è rappresentato dalla mancanza dei movimenti in senso verticale nel codrione quando si fanno subire al corpo dell'animale movimenti di inclinazione in avanti o all'indietro intorno all'asse trasversale, senza stimolare neanche leggermente la cute del corpo innervata dalle diramazioni nervose del midollo lombare. Mentre nel neonato normale sospeso per le ali, ove si inclini il corpo in avanti, il codrione fa un brusco movimento di innalzamento verso il dorso e se si inclina il corpo indietro il codrione si flette verso il ventre, nel codrione del neonato col midollo spinale sezionato non insorge alcuna reazione. Possiamo concludere perciò, che *il codrione del colombo neonato perde la facoltà di reagire ai semplici cambiamenti passivi di posizione del corpo,* dopo la sezione del midollo.

Interpretazione. — I riflessi di innalzamento e di abbassamento del codrione durante i movimenti del corpo intorno all'asse trasversale, hanno, come io ho fatto notare nell'adulto, un evidente significato di riflessi in rapporto alla equilibrazione del corpo.

Il fatto che essi nel neonato col midollo sezionato, in cui il codrione è allo stato di semplice abbozzo, mancano, mentre sebbene poco accentuati si possono osservare nel colombo adulto dopo la sezione del midollo, è spiegabile riportando il punto di partenza dell'eccitamento piuttosto ai movimenti passivi dell'articolazione del codrione, in seguito all'azione della forza di gravità, che non ai movimenti passivi dei vi-

sceri. La loro scomparsa dopo la sezione del midollo dimostra d'altra parte che nel colombo neonato essi derivano da stimoli che vengono dai centri superiori. Verosimilmente questi stimoli si dipartono in parte dai canali semicircolari: ciò sarebbe conforme ai dati della morfologia; infatti FLECHSIG (19) ha dimostrato nel feto di mammiferi che le fibre nervose del *nervo vestibolare* sono *tra le prime* a subire il processo di mielinizzazione.

3. *Riflessi determinati da movimenti passivi impressi a un solo arto.* — Anche in colombi nati da 24 ore i movimenti passivi impressi a un arto destano l'insorgere di movimenti attivi nell'arto opposto.

Stirando un arto questo dapprima reagisce con ripetuti tentativi di retrazione, i quali presto cessano; l'arto opposto, dopo una serie di movimenti ripetuti di estensione e di flessione, resta immobile in posizione di flessione accompagnata da flessione plantare di tutte le dita; la flessione prima è accentuata, ma prolungandosi la durata di essa, in seguito alla estensione passiva dell'arto opposto, diventa presto assai meno accentuata.

Se in questo momento l'arto esteso passivamente si flette, l'arto opposto, prima flesso, si estende e così esteso rimane durante la flessione passiva del primo.

Durante questi movimenti il codrione presenta deviazione laterale verso il lato dell'arto, che passivamente si flette o si estende. Una delle condizioni necessarie, perchè tali riflessi insorgano costantemente si è che l'arto, che passivamente si flette o si estende, venga pure contemporaneamente spostato in avanti o all'indietro; propriamente la *flessione* dell'arto deve essere contemporanea a un movimento di *trazione dell'arto stesso in avanti* e la *estensione* a un *movimento di trazione all'indietro* dell'arto stesso. Se questo procedimento

non viene seguito, allora l'arto reagisce disordinatamente con movimenti di estensione e di flessione irregolari.

I riflessi suddescritti sono analoghi a quelli che è dato osservare nel colombo adulto; esiste però nei movimenti degli arti del neonato un carattere differenziale importante rispetto all'adulto.

Il movimento riflesso di flessione, ma ancora più esplicitamente, il movimento di estensione riflessa di un arto presenta i caratteri più evidenti e più netti *dell'* « *astasia* » e *dell'* « *astenia* »: infatti l'arto durante il movimento di estensione presenta un continuo accentuato *tremore* e questo tremore si presenta per tutto il tempo che la estensione permane; oltre a ciò l'estensione non è molto accentuata e se, sull'arto stesso, si esercita una lieve pressione, esso si retrae senza opporre nessuna resistenza. L'esistenza di tali fenomeni di astenia e astasia in tutti i movimenti degli arti e in parte di *atonia* (poichè tenendo l'animale per le ali gli arti spesso pendono in estensione passiva) è possibile rilevarli anche in colombi nati da 9 giorni e da 6 giorni operati di sezione del midollo spinale.

Qualche volta un ritmo di flessione ed estensione passiva alterna in un arto, determina nell'arto opposto l'insorgere di un ritmo analogo di estensione e flessione attiva alterna: cessato il movimento passivo dell'arto, tale ritmo di movimenti alterni a tipo ambulatorio può continuare per qualche secondo indipendentemente da nuovi stimoli.

I n i b i z i o n e. — I suddescritti riflessi da movimenti passivi impressi a un arto, sono inibiti da compressioni energiche esercitate sulla cute degli arti.

4. *Riflessi determinati da compressione della cute del piede.* — Una compressione leggera e non duratura esercitata sull'estremo di uno o più dita di un piede determina un movimento di *retrazione di tutto l'arto* e *flessione plantare delle dita.*

Una compressione energica e duratura sull'estremo di un piede determina prima movimenti ripetuti, rapidi, non molto ampii di estensione e di retrazione dell'arto, che cessano con retrazione accentuata duratura dell'arto e flessione plantare delle dita.

5. *Riflessi determinati da punture sul piede o sull'arto.* — Una puntura esercitata con la punta di uno spillo sulla cute del piede determina movimenti di *estensione di un solo o di ambedue gli arti.* Quest'effetto si ottiene anche se la puntura si fa sulla cute di altre regioni dell'arto (tarso, tibia, femore).

6. *Riflessi degli arti da stimolazione della cute del corpo inferiore.* — Compressioni leggere e lievi contatti colla cute dell'addome determinano un movimento di estensione alterna o contemporanea dei due arti. Tale movimento di estensione degli arti è *astasico,* cioè gli arti presentano un accentuato tremore: questo tremore continua durante lo stato di estensione. L'estensione in genere non è duratura: può rendersi tale e fare cessare i tremori che l'accompagnano, se *si striscia* un corpo ruvido sulla cute dell'addome invece di fare con esso una compressione passeggera.

Una compressione o una puntura sulla cute della regione dorsale sacrale determina movimenti alterni di flessione e di estensione degli arti: se la puntura si esegue in corrispondenza dell'articolazione coxofemorale, si ha l'estensione dell'arto corrispondente all'articolazione e flessione dell'opposto.

7. *Riflessi che presenta il codrione in seguito a stimoli varii su altre regioni.* — Come ho sopra notato, i movimenti in senso verticale, che si osservano a carico del codrione durante movimenti di rotazione del corpo sull'asse trasversale, già fin dopo 24 ore dalla nascita, spariscono nell'animale a midollo sezionato, purchè nell'eseguire la rotazione non si porti nessuno stimolo anche di leggero contatto sulla

cute del corpo innervata dal midollo lombare: infatti contatti anche superficiali sulla cute dorsale sacrale destano un movimento di innalzamento del codrione, se lo stimolo agì sulla linea mediana, e movimenti di flessione laterale, se lo stimolo fu portato in punti laterali. Il codrione presenta poi movimenti di abbassamento, se si stimola la cute addominale.

Inoltre può anche osservarsi un movimento di abbassamento del codrione se si flettono i due arti, e un movimento di innalzamento, se i due arti si estendono contemporaneamente e bruscamente. Quest'ultimo caso è però meno costante del primo, ma può osservarsi.

8. « *Riflesso tonico di estensione* » *degli arti.* — Questo riflesso rappresentato da una estensione duratura accompagnata da un aumento considerevolissimo del tono muscolare degli arti, osservato nel cane da SHERRINGTON, nel colombo adulto da BAGLIONI e MATTEUCCI e da me nell'anitra e nel pollo, manca costantemente nel colombo neonato nei primi giorni di vita.

Le pressioni esercitate sulla superficie plantare dei piedi con un corpo a superficie scabra anche ripetute non destano mai quella caratteristica estensione dell'arto, il quale si oppone attivamente a tentativi ripetuti di flessione passiva dell'arto, che è dato osservare nell'animale adulto: l'arto o non reagisce affatto alle pressioni esercitate sulla pianta del piede o reagisce con movimenti disordinati o alterni degli arti, come nel caso di altre stimolazioni.

III. — **Conclusioni.**

Dai fatti suesposti, si possono trarre le seguenti principali conclusioni:

1° Il *midollo lombare del colombo neonato,* già dopo *24 ore dalla nascita,* quando ancora l'animale è *incapace* di reggersi

in piedi e di locomoversi, è sede di una serie di *movimenti degli arti perfettamente coordinati, del tipo dei movimenti alterni di deambulazione dell'animale adulto.*

Ciò dimostra che nel colombo neonato i meccanismi nervosi, che permettono la coordinazione dei movimenti della deambulazione sono sviluppati e attivi molto tempo prima che l'animale possa locomoversi normalmente e che sia possibile la stazione eretta.

2° Tali meccanismi nervosi non sono di natura automatica, ma di natura riflessa e sono perfettamente analoghi a quelli che si trovano nel colombo adulto; essi sono cioè legati alla *sensibilità interna degli arti* e propriamente delle articolazioni e dei muscoli, che è *già presente nei primi giorni di vita.*

3° I movimenti degli arti del colombo neonato a midollo sezionato differiscono sostanzialmente da quelli dell'adulto, perchè presentano *spiccatissimi* i fenomeni di astasia e di astenia: va inoltre rilevata la *mancanza assoluta* del caratteristico « *riflesso tonico di estensione* » degli arti descritto da Baglioni e Matteucci nel colombo adulto e da me rilevato sia nell'anitra che nel pollo, nel quale ultimo esso è presente anche immediatamente dopo cessata la sezione del midollo spinale.

Questi fatti di accentuata deficienza dei fenomeni tonici mentre i comuni riflessi sono perfettamente normali, fanno pensare che al *determinarsi del tono spinale riflesso* nei muscoli degli arti del colombo, intervengono non solo fattori periferici, ma anche *fattori spinali centrali* (probabilmente cellulari) che nel colombo neonato non sono presenti nei primi giorni di vita.

4° I *fenomeni di shock* che nel colombo adulto seguono costantemente alla sezione del midollo spinale, *mancano* assolutamente o *sono lievissimi nel colombo neonato.* La mancanza

dei fenomeni di shock nel colombo neonato descritta finora da Babàc nelle larve di anuri e da Cesana nel *Mus rattus* neonato mi induce ad affermare, che essa rappresenta uno dei caratteri differenziali di natura fisiologica, per cui il midollo spinale del neonato si distingue dal midollo spinale dell'adulto.

5° Nel colombo neonato sono presenti quei movimenti verticali del codrione collegati ai movimenti di inclinazione in avanti e indietro del corpo, che si presentano nel colombo adulto e che io ho descritto come *riflessi di equilibrazione;* essi non si presentano più nel colombo neonato, cui sia sezionato il midollo spinale, in seguito a semplici movimenti passivi del corpo, ma possono insorgere durante movimenti passivi o attivi, di flessione o di estensione degli arti. Ciò dimostra che nel secondo caso gli stimoli hanno origine dalle superfici articolari e muscolari sensibili degli arti, nel primo gli stimoli derivano dai centri superiori.

6° I movimenti riflessi di difesa da stimoli nocivi presentano anche nel piccione neonato variazioni in rapporto non solo al variare *della forma dello stimolo* (estensione dell'*arto per puntura, retrazione* per compressione) ma anche in rapporto col *variare dell'intensità dello stimolo* (movimento di retrazione dell'arto per compressione leggera, movimenti di retrazione ed estensione dell'arto seguiti da flessione per compressioni più energiche).

Ciò dimostra che alla legge di Baglioni che io (14) (15) ho riscontrato attuarsi anche rispetto ai movimenti riflessi di difesa degli invertebrati (*Julus, Furficula*), si conformano i riflessi di difesa del colombo neonato.

IV. — Considerazioni teoriche.

Alcuni dei fatti messi sopra in evidenza meritano speciale considerazione, perchè hanno rapporti intimi con problemi e questioni generali, che attendono ancora una soluzione: su di essi e sul loro significato credo perciò necessario di intrattenermi brevemente.

a) L'assenza nel colombo neonato del riflesso di estensione tonica degli arti, accanto alla presenza di segni di astasia e di astenia nei movimenti degli arti stessi, molto più pronunciati che nel colombo adulto, sono fatti degni di particolare rilievo. Questi fatti ci rappresentano elementi di natura fisiologica finora sconosciuti, a cui può ricondursi in parte, insieme agli elementi morfologici generali finora noti, la causa dell'incapacità alla locomozione e alla stazione eretta del colombo neonato.

La incapacità a locomoversi e a reggersi in piedi, che si riscontra in molti mammiferi nei primi tempi dopo la nascita, si fa dipendere generalmente dalla mancanza della mielinizzazione delle *vie piramidali* del midollo spinale. A questo modo di vedere si è venuti, perchè fu osservato, che mentre in molti animali, i quali appena nati sono in grado di locomoversi, il fascio piramidale è mielinizzato, quelli invece, che mancano, appena nati, della possibilità di locomoversi, presentano la mancanza di mielinizzazione delle vie piramidali, la cui epoca coincide col momento in cui l'animale acquista la possibilità di locomoversi. Questo è il caso del ratto albino e del topo; in questi animali infatti l'epoca, in cui la locomozione si rende perfetta, coincide con l'epoca in cui avviene la mielinizzazione delle vie piramidali (tra il 20° e il 30° giorno dalla nascita). La mancata mielinizzazione delle vie piramidali potrebbe rappresentare anche pei colombi neonati un fattore della incapacità locomotrice di ori-

gine encefalica, sebbene non abbiamo dati di indole morfologica in proposito; poichè per quanto riguarda gli uccelli, sebbene le ricerche di Singer (36) e di Friedlaender (20) hanno assodato la esistenza di vie mesencefalo-spinali che rappresentano una via equivalente alla via piramidale dei mammiferi, pure, che io mi sappia, mancano ricerche sull'epoca della mielinizzazione dei fasci spinali nei colombi.

La mancanza del riflesso tonico di estensione e i fenomeni accentuati di astasia e di astenia degli arti potrebbero rappresentare i fattori di origine lombare della incapacità locomotrice del colombo neonato.

Questa deficienza nel neonato di fenomeni dipendenti dal tono spinale riflesso, poichè i comuni riflessi sono presenti, è da riportarsi a *fattori spinali centrali dell'arco diastaltico e verosimilmente cellulari.* Questo concetto del resto è in armonia coi fatti che ci addita la morfologia.

Le cellule nervose del neonato infatti differirebbero per struttura e volume dalle cellule dell'adulto.

Nelle cellule radicolari anteriori del neonato, dice Levi (25), l'arborizzazione dentritica è meno estesa e meno riccamente ramificata, le collaterali dei cilindrassi più scarse. Così pure nell'uomo, nelle cellule gangliari la zona fenestrata è nel feto a termine rappresentata, anzichè da una vasta rete come nell'adulto, da qualche scarsa trabecola protoplasmatica essendo i plessi pericellulari più semplici e meno intricati. In tutti questi casi si tratta di un accrescimento progressivo della massa delle neurofibrille, che si trovano sotto la dipendenza della cellula.

« Ma — Levi aggiunge — resta da provare se quest'aumento della massa neurofibrillare la quale caratterizza un lungo periodo dell'evoluzione delle cellule, si manifesti sotto forma di *una più intensa energia funzionale.* Per quali necessità funzionali la complessità strutturale di queste cellule

raggiunge un grado tanto elevato, quando le medesime possono compiere una funzione apparentemente simile pur possedendo una struttura tanto più semplice? Quest'è il quesito che io pongo e che aspetta ancora una risoluzione da un piano di ricerche sistematiche, morfologiche e fisiologiche ».

Ora io mi domando: Se concepiamo l'aumento del tono muscolare come l'esponente dell'aumento dell'energia funzionale della cellula nervosa non rappresenterebbero i fenomeni da me osservati nel midollo lombare del colombo neonato, quella prova che Levi cerca per la dimostrazione dell'assunto, che a un *aumento della massa delle neurofibrille* corrisponde un *aumento dell'energia funzionale?* Non posso per ora rispondere in modo recisamente affermativo a tale domanda, e mi propongo di fare ulteriori ricerche in proposito. Solo questo credo di poter affermare in base alle presenti ricerche, che come esistono *dei caratteri morfologici* i quali distinguono la cellula nervosa *del neonato* da quella *dell'adulto,* così vi sono *dei dati di natura fisiologica* per cui l'attività del midollo spinale dei neonati di alcuni animali si distingue da quella dell'adulto. Fino a che punto questi due dati possano confondersi, secondo il quesito proposto da Levi, solo ricerche ulteriori potranno stabilire.

b) Un altro punto, che mi pare degno di essere rilevato è la assenza dei fenomeni di shock che nel colombo neonato in seguito alla sezione del midollo spinale è dato constatare. Questo fatto è indubbiamente l'esponente delle diverse condizioni interne, che anche dal punto di vista funzionale esistono tra midollo spinale dell'animale adulto da una parte e midollo spinale dell'animale neonato dall'altra.

Ma quali sono in effetto i fattori interni che determinano la assenza dei fenomeni di shock? Noi potremmo pensare anche qui (per quanto non esistano ricerche istologiche in proposito) alla assenza della mielinizzazione delle vie nervose,

che negli uccelli corrispondono alle vie piramidali, il che si accorderebbe con le osservazioni fatte sul *Mus rattus* neonato da G. Cesana (12) e con la spiegazione che dell'origine dello shock ha proposto il Loeb (26). Questo autore infatti ammette, che esistono nel sistema nervoso centrale degli impulsi nervosi, i quali fluiscono continuamente dai centri superiori ai centri inferiori del midollo spinale, e che dalla loro *brusca interruzione* deriva una alterazione passeggera nei gangli segmentali, che si trovano al disotto del punto sezionato, la quale si rende manifesta con l'insieme di quei fenomeni che si chiamano di shock. Ora se questo è veramente il fattore determinante l'insorgere dei fenomeni di shock (a prescindere dalla natura intima di essi), noi comprenderemmo perchè in quegli animali neonati, in cui non esiste ancora la mielinizzazione delle vie piramidali o delle vie ad esse equivalenti, i fenomeni di shock dopo la sezione del midollo spinale non si presentano.

V.

SUI MOVIMENTI AUTONOMI DEL MIDOLLO LOMBARE DELL'ANITRA

I. — Ricerche precedenti.

Il caso che si riscontra nell'anitra, della possibilità di una locomozione acquatica e di una locomozione terrestre bipede nello stesso animale, è certo più unico che raro tra i vertebrati. Dal punto di vista dello studio delle funzioni autonome del midollo spinale l'indagine e la conoscenza dei meccanismi e dei fenomeni nervosi, che nel midollo lombare dell'anitra hanno sede, sono perciò di singolare interesse.

Ricerche estese sulle attività sensitivo-motrici del midollo lombare dell'anitra, mancano finora.

Un solo autore, S. TARCHANOFF (38), si è occupato di esse, ma in modo superficiale e incompleto: sicchè sul determinismo dei fenomeni nervosi, che si svolgono nel midollo lombare dell'anitra, regna completa oscurità.

Le sue osservazioni sono le uniche che esistono in proposito, e avendo esse diretta attinenza colle mie ricerche le riferirò estesamente.

Secondo S. TARCHANOFF quando a un'anitra si seziona completamente il midollo spinale all'altezza della 4ª o 5ª vertebra cervicale e nello stesso tempo si attua la respirazione artificiale, si possono osservare i seguenti fenomeni:

I piedi dell'anitra cominciano a eseguire dopo la sezione del midollo spinale una serie di movimenti energici e completi di nuoto, e ciò nell'assenza di ogni stimolo esterno Questi movimenti di nuoto cessano di tempo in tempo per ricominciare dopo e questo periodico giuoco dura ininterrottamente per parecchie ore. Quando durante la pausa si pizzicano i piedi o si immergono nell'acqua allora ricominciano subito i movimenti di nuoto. Questi movimenti fanno possibile, che una simile anitra portata nell'acqua cominci a nuotare in modo assolutamente analogo a un'anitra normale.

Una simile anitra fa di tempo in tempo con la sua coda determinati movimenti per cui la volge ora a destra ora a sinistra e così cambia direzione durante il nuoto. Questi movimenti di direzione della coda insorgono specialmente energici subito dopo la sezione del midollo. Non raramente si osserva che questi movimenti della coda si cambiano presto in movimenti rapidi di scuotimento; questi ultimi sono completamente analoghi a quelli che un'anitra normale compie, quando giungendo alla riva allontana dal suo corpo l'acqua.

Questi movimenti si possono ottenere se si muovono le penne della coda o si preme la radice della coda.

Quando si pone un'anitra col midollo spinale sezionato sul tavolo, ci si convince che essa non è in grado di stare in equilibrio e di compiere cogli arti movimenti locomotorii regolari. Ogni contatto dei piedi col tavolo determina in essi forti contrazioni muscolari quasi tetaniche.

Se un'anitra cui fu sezionato il midollo alla 4ª o 5ª vertebra cervicale si mette in modo che gli arti pendano liberamente all'aria e si pizzica un arto, si desta un movimento nell'arto opposto; nello stesso tempo si ha un movimento della coda verso il lato stimolato. Questi movimenti automatici si ripetono periodicamente nel corso di parecchie ore.

Se si taglia il midollo a un'anitra proprio al disopra del rigonfiamento lombare, allora compaiono nei piedi subito movimenti regolari di nuoto e nella coda sono visibili nello stesso tempo movimenti di direzione.

Si deve solo mettere in acqua una simile anitra per vederla nnotare come un'anitra normale. Da ciò deriva naturalmente la conseguenza, che nel midollo lombare dell'anitra vi è un meccanismo per la coordinazione dei movimenti di nuoto e che deve avvenire secondo Tarchanoff o per attività automatica o per attività riflessa; egli dice che vi sono dei fenomeni che lo indurrebbero a pensare piuttosto a un'*attività automatica*, ma quali essi siano non ci dice. Sull'argomento Tarchanoff ritornò in una seconda pubblicazione (39); in questa egli si occupò solo dell'interpretazione dei fenomeni che si ottengono in un'anitra, che, tenuta in vita colla respirazione artificiale, subisca la sezione del midollo cervicale; i fenomeni motori, che in questo caso si osservano, furono interpretati da Tarchanoff come « movimenti forzati », cioè come movimenti derivati da uno stimolo continuo che si diparte dalla superficie di sezione del midollo. Dei movi-

menti che avvengono a carico degli arti dopo la sezione del midollo spinale al disopra del rigonfiamento lombare, egli non si occupa, nè si cura di analizzarne il determinismo.

II. — **Ricerche personali.**

Scopo delle ricerche.

Abbiamo visto che il Tarchanoff è stato lungi dal presentarci un'analisi sperimentale completa dei riflessi del midollo lombare dell'anitra e dal proporci una spiegazione e un'interpretazione adeguata dei principali fenomeni di cui esso è sede: egli si limitò a osservare i fenomeni immediati che è dato rilevare dopo la sezione del midollo, e non i fenomeni tardivi. Ammise, è vero, che nel midollo lombare dell'anitra vi è un meccanismo per la coordinazione dei movimenti di nuoto. ma non risulta dalle sue ricerche in che tale meccanismo essenzialmente consista, nè la natura dei fattori e dell'attività nervosa, che lo determinano. Noi non sappiamo infatti se i movimenti di nuoto che si osservano nell'anitra a midollo lombare separato dai centri, rappresentano anch'essi dei « movimenti forzati », per usare l'espressione di Tarchanoff, cioè movimenti che devono la loro origine a stimoli che si dipartono dalla surperficie di sezione del midollo, o meno: e in ogni caso noi sconosciamo perfettamente quale possa essere lo stimolo periferico che li determina e donde esso tragga origine. Per rispondere a questi quesiti, e contribuire a risolvere un punto così interessante della fisiologia del midollo spinale, io ho intrapreso le presenti ricerche.

Tecnica.

La sezione del midollo spinale dell'anitra è più indaginosa, che non quella del colombo. L'ostacolo è dato dall'altezza considerevole delle apofisi spinose, e dalla robustezza

delle lamine vertebrali. Si fanno due tagli laterali e paralleli alle apofisi lunghi 4 cm. almeno; liberate così dai muscoli le apofisi spinose, si sezionano queste ultime, quindi si procede alla sezione delle lamine vertebrali, la quale dà luogo a considerevole emorragia. A questo punto con una pinza a punte sottili si va profondamente e per tentativi si raggiunge il midollo, che si comprime a tutto spessore: per avere la sicurezza di essere caduti nella cavità del canale vertebrale, e non nelle cavità toraciche, bisogna sentire con la punta della pinza la resistenza ossea data dalla parete anteriore del canale vertebrale.

Esperienze.

I risultati che qui riferisco sono stati ottenuti dallo studio dei fenomeni che hanno presentato *otto anitre* operate nel modo descritto, di sezione del midollo spinale, e sopravvissute all'operazione. Oltre due anitre, che morirono subito dopo l'atto operativo essendo il taglio caduto troppo in alto, le anitre in questione sono sopravvissute la 1ª 24 ore, la 2ª 10 giorni, la 3ª 24 ore, la 4ª dal 6 settembre 1911 al 15 gennaio 1912, cioè 4 mesi e 8 giorni, la 5ª 2 mesi e mezzo, la 6ª 4 giorni, la 7ª dal 24 gennaio 1912 al 22 marzo 1912, cioè 2 mesi, e l'8ª operata il 25 aprile 1912 è ancora in vita.

Per amore di brevità non riferisco per esteso il protocollo di tutte le esperienze riguardanti le anitre operate.

Fenomeni

osservati dopo la sezione del midollo spinale.

1. *Fenomeni che si osservano subito dopo la sezione del midollo.* — Durante la sezione si hanno forti movimenti di scuotimento del treno posteriore dell'animale, cioè sgambettio degli arti e movimenti in senso laterale della coda.

Cessata la sezione, gli arti restano immobili: la coda continua a presentare per un certo tempo movimenti di flessione la-

terale ora a destra, ora a sinistra, che si seguono con ritmo lento: gli arti si presentano insensibili a stimoli tattili leggeri.

Dopo qualche ora dalla sezione, la flessione o la estensione passiva di un arto non desta nessun movimento nell'arto opposto nè alcuna reazione nell'arto stesso. La coda invece si flette verso il ventre e verso il lato dell'arto che passivamente fu esteso o flesso: la stimolazione tattile della ghiandola del codrione determina movimenti in senso laterale solo a carico della coda.

La sezione trasversa del midollo spinale determina adunque fenomeni di shock, che *si limitano generalmente agli arti;* gli arti infatti non possiedono l'attitudine a reagire a stimoli tattili e a stimoli interni, come si può constatare in seguito: conservano solo l'attitudine a reagire ma debolmente a stimoli energici di compressione. La stimolazione tattile anche energica della cute della ghiandola del codrione determina movimenti riflessi ma solo a carico del codrione, e non estesi agli arti come avviene in seguito. Anche i movimenti passivi impressi a un solo arto non destano riflessi nell'arto opposto, ma solo nel codrione.

Interpretazione. — Questa limitazione dei fenomeni di shock agli arti, mentre la coda ne resta esente, è certo un fenomeno degno di rilievo; ma quale sia la ragione che lo determina non appare chiaro.

2. *Movimenti di nuoto degli arti.* — Nei primi giorni dopo l'operazione in genere i movimenti di nuoto non si presentano.

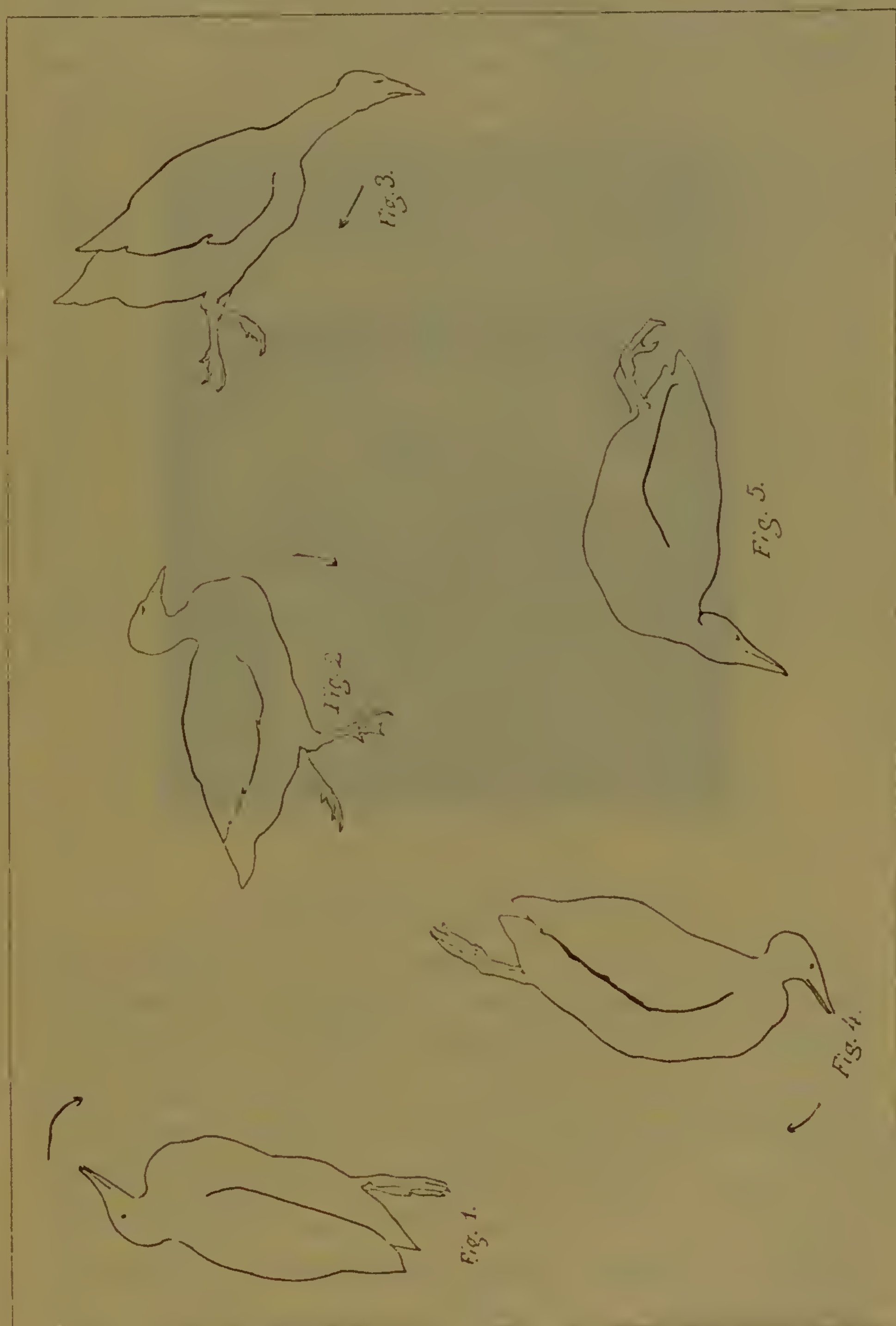
Dopo un periodo variabile di giorni, che è per solito maggiore di 4, nel momento in cui si prende per le ali l'animale e si solleva in aria, insorgono *movimenti di nuoto* a carico degli arti: essi però hanno una durata breve, perchè cessano dopo alcuni secondi; si ripresentano in modo passeggero ogni qualvolta si determina un leggero scuotimento del corpo dell'animale o un leggero movimento di sollevamento del livello dell'estremità posteriore.

Se si immerge un piede nell'acqua insorgono spesso movimenti di nuoto nell'arto in contatto dell'acqua, i quali si possono estendere anche all'altro: però dalle numerose osservazioni fatte non mi pare di potere concludere, che il contatto dell'acqua sia uno stimolo periferico specifico per determinare i movimenti degli arti a tipo nuotatorio: infatti, se nell'immergere il piede nell'acqua si evita un movimento passivo rapido del corpo dell'animale, il movimento di nuoto può mancare.

Lasciato l'animale nell'acqua esso galleggia e si mantiene in perfetto equilibrio; la coda esegue qualcuno dei suoi caratteristici movimenti rapidi di scuotimento e gli arti compiono movimenti tipici di nuoto; l'animale così procede nell'acqua, come un animale normale, però esso non è in grado di cambiare direzione, e urta perciò contro le pareti della vasca. Il movimento di nuoto degli arti non è però di *durata continua* e indefinita; cessa di tempo in tempo e ricomincia se si sposti l'animale passivamente afferrandolo per le ali o se esso con movimenti bruschi delle ali contro la superficie dell'acqua riesca a spostarsi attivamente in avanti.

Se si riesce a mantenere l'anitra a lungo in vita e in buone condizioni, evitando le paresi da compressione degli arti, i movimenti di nuoto, che si iniziano nel momento in cui si solleva l'anitra per le ali dal terreno, hanno una durata sempre crescente. Essi sono rappresentati da movimenti alterni ritmici dei tarsi dall'avanti all'indietro e dall'indietro in avanti con slargamento della palma del piede nel primo momento, e retrazione di essa nel secondo.

3. *Condizioni in cui il movimento di nuoto insorge.* — L'insorgere dei movimenti di nuoto è legato non solo al movimento passivo impresso indirettamente agli arti nel sollevarlo, ma anche alla *posizione* rispetto allo spazio che all'animale si fa assumere. Così se gli arti sono immobili, basta



Influenza della rotazione del corpo intorno all'asse trasversale sui movimenti di nuoto (Anitra lombare).

fare ruotare di pochi gradi l'anitra intorno all'asse trasversale del corpo, in modo che sia l'estremo caudale a sollevarsi, perchè insorgano movimenti di nuoto.

Ora se il movimento di nuoto già si è iniziato tenendo l'anitra in posizione orizzontale a dorso in alto, esso va diminuendo e finisce col cessare completamente se si porta l'anitra, con un movimento di rotazione dell'animale sull'asse



Fig. 6. *Anitra lombare.*

Posizione in cui cessano i movimenti di nuoto.

trasversale, in *posizione verticale a capo in alto e coda in basso* (fig. 1). Se da questa posizione si passa alla posizione *orizzontale a dorso in alto* (fig. 2), il movimento di nuoto si ripresenta, raggiunge un massimo di intensità nella posizione immediatamente successiva (fig. 3), fino alla *posizione verticale* a capo in basso (fig. 4). Allora il movimento di nuoto comincia a diminuire di intensità e cessa completamente tostochè tale posizione venga oltrepassata e venga raggiunta la *posizione orizzontale a dorso in basso* (fig. 5, 6).

In questa posizione gli arti stanno estesi all'indietro e immobili perfettamente.

4. *Influenza degli spostamenti passivi della coda e delle tibie sui movimenti di nuoto.* — Per stabilire il punto di partenza dello stimolo periferico, che in via riflessa determina



Fig. 7. *Anitra lombare.*
Inibizione dei movimenti di nuoto
in seguito a sollevamento passivo della coda.

l'insorgere e il cessare dei movimenti di nuoto nelle successive posizioni di rotazione intorno all'asse trasversale, ho ricorso a uno studio sistematico dei riflessi che si ottengono facendo subire alla coda e agli arti quegli spostamenti, che verosimilmente in essi determina la rotazione passiva del corpo intorno all'asse trasversale.

I movimenti di nuoto si arrestano istantaneamente e gli arti restano immobili con le tibie leggermente abbassate e i tarsi a palme divaricate perpendicolari alle prime, se mentre l'anitra è tenuta in posizione orizzontale a dorso in alto, si

afferra la coda e *si sollera* flettendola *accentuatamente sul dorso* (fig. 7).

I movimenti di nuoto ricompaiono e, *se esisterano, si fanno più viraci*, se invece si afferra la coda per l'estremità poste-



Fig. 8. *Anitra lombare.*

Inibizione dei movimenti di nuoto
in seguito a sollevamento dorsale delle tibie.

riore e si abbassa verso il ventre, mentre l'anitra è tenuta in posizione orizzontale a dorso in alto.

Se l'anitra è tenuta in posizione orizzontale a dorso in basso flettendo la coda verso il ventre si presentano movimenti di nuoto negli arti, ma assai meno accentuati che non nel primo caso.

Più importanti a essere rilevati sono gli effetti che sui movimenti di nuoto hanno *gli spostamenti passivi* in senso verticale impressi *alle tibie.*

Tenendo l'anitra in posizione orizzontale a dorso in alto, mentre sono presenti i movimenti di nuoto, basta *sollerare in alto la tibia di un arto,* appoggiando leggermente sul suo estremo distale un dito (fig. 8), perchè i movimenti di nuoto

dell'arto corrispondente cessino; l'arto opposto invece può continuare a eseguire movimenti di nuoto. D'altra parte posta l'anitra in posizione orizzontale a dorso in basso, se si appoggia all'estremo distale di una tibia un dito e leggermente si solleva la tibia verso il ventre spostandola anche di poco



Fig. 9. *Anitra lombare.*

Abbassamento ventrale della tibia,
che provoca movimenti di nuoto nello stesso arto.

all'esterno, insorgono nell'arto stesso movimenti di nuoto, mentre l'arto opposto rimane immobile (fig. 9).

Questi fatti dimostrano, che la causa la quale determina l'insorgere di movimenti di nuoto e il loro cessare secondo le *diverse posizioni*, in cui si pone il corpo dell'anitra, va ricercata nelle *posizioni diverse in cui gli arti e la coda vengono a trovarsi*. Nella posizione orizzontale a dorso in alto che è la posizione normale di nuoto, lo stimolo che determina l'insorgere dei movimenti di nuoto è rappresentato molto verosimilmente dalla flessione verso il ventre della coda e dalla posizione di abbassamento delle tibie prodotti dalla azione della gravità, che si esercita su di esse: si comprende così perchè i movimenti di nuoto si fanno più accentuati nel

momento in cui, facendo ruotare l'anitra sull'asse trasversale del corpo, si innalza il livello caudale rispetto a quello cefalico, perchè in questo caso si determina un'accentuazione della flessione della coda e delle tibie verso il ventre.



Fig. 10. *Anitra lombare.*

Movimento attivo in avanti della tibia destra, provocato dall'estensione passiva della tibia sinistra.

Viceversa comprendiamo, ad esempio, perchè nella posizione orizzontale a dorso in basso i movimenti di nuoto cessano completamente: infatti in queste posizioni la coda e le tibie sono passivamente flesse verso il dorso.

5. *Riflessi provocati in un arto da movimenti passivi impressi all'arto opposto.* — Se si afferra l'estremo di un piede con due dita, si estende il tarso sulla tibia, e si solleva in alto e all'indietro, cessati i tentativi di movimenti attivi di

retrazione eseguiti dall'arto corrispondente, l'arto opposto, dopo svariati movimenti di nuoto, diventa immobile; esso si presenta col tarso inclinato in avanti, in modo da formare un angolo acuto colla tibia parallela all'asse della colonna vertebrale, e colla palma del piede slargata (fig. 10).



Fig. 11. *Anitra lombare.*

Movimento riflesso attivo di estensione della tibia sinistra, provocato dalla flessione passiva della tibia destra.

Se viceversa si afferra un arto per l'estremo di un piede e si pone il tarso in accentuata flessione sulla tibia, l'arto opposto esegue ripetuti movimenti di nuoto e poi si arresta col tarso sollevato in alto, all'indietro, ed esteso sulla tibia (fig. 11).

Durante questi movimenti la coda si flette in basso e verso il lato dell'arto che ha subito il movimento passivo.

6. *Riflessi provocati in un arto da movimenti passivi impressi all'arto stesso.* — La flessione accentuata del tarso

sulla tibia è accompagnata costantemente da retrazione della palma del piede dell'arto stesso.

La estensione del tarso sulla tibia è accompagnata da distensione accentuata della palma del piede.

Un altro riflesso omolaterale legato al movimento passivo dell'arto è il seguente: se si estende lentamente il tarso e si solleva l'arto all'indietro, nei primi momenti non si determina alcuna reazione nell'arto: quando però il movimento descritto si accentua, si desta un movimento di retrazione attiva del tarso, che torna ad avvicinarsi alla tibia.

7. *Riflesso tonico di estensione degli arti.* — Se si fa poggiare la superficie plantare di un piede contro il terreno o contro la mano dell'osservatore, l'arto corrispondente si estende attivamente e i muscoli acquistano un tono così forte, che l'arto si oppone attivamente ad ogni tentativo ulteriore di flessione passiva dell'arto stesso.

Cessato il contatto e la pressione, l'arto si retrae immediatamente e perde lo stato di esagerata tonicità dei suoi muscoli.

L'arto opposto non è influenzato direttamente da tale riflesso: esso può rimanere immobile o eseguire movimenti di nuoto.

Agevolazione e inibizione. — Il tono di un arto è aumentato se si desta contemporaneamente il tono nell'altro arto: è invece inibito da stimoli dolorosi destati nello stesso arto.

La flessione del codrione verso il dorso inibisce il riflesso tonico di estensione: la flessione del codrione invece lo favorisce.

8. *Movimenti degli arti nell'anitra lasciata sul terreno.* — L'anitra col midollo sezionato abbandonata sul terreno, presenta spesso movimenti continui di retrazione e di estensione degli arti *indipendenti* da eventuali movimenti compensa-

torii delle ali. In genere tali movimenti degli arti non sono alterni, ma sincroni. Essi derivano dal determinarsi e dal succedersi dei due ultimi riflessi suddescritti.

Infatti se la superficie plantare viene a contatto col terreno, insorge facilmente il riflesso di estensione tonica degli arti: questi si estendono, ma non trovando un punto di appoggio sufficiente scivolano spostandosi all'indietro e vengono così ad assumere una posizione di estensione e di direzione all'indietro, che determina a un certo punto il movimento di retrazione dell'arto. Retratto l'arto, può facilmente insorgere nuovamente il riflesso di estensione e allora il ciclo si ripete: così tali movimenti possono continuare per un tempo assai lungo con carattere apparentemente automatico.

9. *Riflessi provocati da stimolazione tattile della « ghiandola del codrione »*. — La ghiandola del codrione, analogamente a quanto io ho dimostrato nel colombo (13), è dotata di un'estrema sensibilità, la quale è capace di destare movimenti riflessi assai più accentuati di quelli del colombo: infatti, mentre in quest'ultimo essi sono *sempre limitati alla coda,* nell'anitra si hanno movimenti estesi contemporaneamente agli arti e alla coda.

Un lieve contatto di un corpo solido colla ghiandola del codrione, determina secrezione di questa e un movimento caratteristico energico della coda e degli arti. La coda si incurva verso un lato e s'inclina verso il ventre: ad un tempo l'arto, del lato verso cui è avvenuto l'incurvamento della coda, porta in basso la tibia e il tarso, l'arto opposto invece solleva la tibia e sposta all'indietro il tarso (fig. 12).

L'incurvamento della coda e l'atteggiamento caratteristico degli arti dura in genere qualche minuto dopo cessata la stimolazione; spesso senza causa apprezzabile la direzione dell'inclinazione della coda si inverte e allora si inverte pure l'atteggiamento caratteristico dei due arti.

Durante questo tempo possono presentarsi movimenti di nuoto, che però in genere sono localizzati ora in un arto ora nell'altro.



Fig. 12. *Anitra lombare.*

Riflesso combinato del codrione e degli arti, per stimolazione della cute della ghiandola del codrione.

Può presentarsi il riflesso in quistione anche in seguito a inclinazione del corpo da un lato o dall'altro o per pressioni che si esercitino su un estremo laterale dell' articolazione del codrione.

Interpretazione. — L'atteggiamento degli arti in questo riflesso è analogo a quello che io ho descritto nel colombo, a midollo sezionato, quando si pieghi il codrione passivamente da un lato o dall'altro. Però, mentre nel colombo la stimolazione del codrione desta solo un movimento localizzato alle timoniere, nell'anitra invece vi è una sinergia costante tra codrione e arti: per i suoi caratteri tale riflesso può interpretarsi come un riflesso, che contribuisca a fare cambiare la direzione durante la locomozione acquatica dell'anitra.

10. *Riflessi da stimoli della cute degli arti.* — Compressioni o punture energiche sulla cute di un arto determinano se sono isolate un movimento rapido nell'arto stesso di retrazione e di estensione che termina colla retrazione.

Se le compressioni e le punture si eseguono ripetute a breve intervallo, la retrazione si fa duratura e l'arto diventa come insensibile ad altri stimoli portati contro di esso. Però basta premere sulla superficie plantare di esso per ottenere

subito il riflesso di estensione tonica, che fa cessare lo stato di contrattura in cui l'arto è caduto.

La compressione esercitata con una punta di bisturi sulla superficie del ventre da un lato determina prima la estensione e poi una serie di movimenti ripetuti ed energici dell'arto, come se essi mirassero ad allontanare lo stimolo nocivo.

Se non si esercita alcuna stimolazione in altri punti del corpo fuori che nell'arto, questo entrato in contrazione e flessione permane in tale stato per lungo tempo: spesso insorge allora una flessione attiva ventrale del codrione verso il lato dell'arto stimolato, mentre l'arto opposto esegue vivaci movimenti di nuoto.

11. *Riflessi provocati da variazione della posizione del corpo.* — Facendo ruotare l'anitra sull'asse trasversale si può rilevare un movimento non molto accentuato di slargamento delle timoniere, quando si oltrepassa la posizione verticale a capo in basso.

Facendo ruotare l'animale sull'asse trasversale qualche volta, ma non costantemente, può osservarsi l'insorgere del riflesso combinato della coda e degli arti, che insorge costantemente per stimolazione diretta della ghiandola del codrione.

12. *Fatti compensatori.* — Anche l'anitra come il colombo spesso con movimenti abnormi delle ali, che allargate a ventaglio e proiettate in avanti si puntellano sul terreno, riesce a stare col capo e il corpo anteriore sollevato e in posizione semi-eretta.

III. — **Conclusioni.**

Dalle esperienze e dai risultati suesposti derivano le seguenti conclusioni principali:

1ª Il midollo lombare dell'anitra possiede *meccanismi nervosi coordinatori* che permettono lo svolgersi di normali mo-

vimenti di nuoto anche dopo la separazione del midollo lombare dai centri superiori.

2ª *I meccanismi nervosi*, che permettono lo svolgersi dei movimenti di nuoto nell'anitra, *sono di natura essenzialmente riflessa, e non automatica*, come pensò prima Tarchanoff, e tanto meno «*forzata*».

3ª L'insorgere degli stimoli capaci di fare entrare in attività tali meccanismi è legato alla *posizione che assume il corpo dell'anitra nello spazio* e più precisamente dipendente dalla posizione orizzontale del corpo a dorso in alto.

In questa posizione la flessione verso il ventre, del codrione e delle tibie, che avviene per l'*azione della gravità*, determina nelle superfici articolari-muscolari degli arti l'insorgere di uno stimolo adeguato a destare in via riflessa i movimenti di nuoto.

4ª Il meccanismo per cui *i movimenti di nuoto* assumono i *caratteri di movimenti alterni ritmici* è uguale a quello che hanno messo in evidenza per ciò che si riferisce ai movimenti della deambulazione, le ricerche di Singer e di Baglioni e Matteucci nel colombo e le mie nel pollo, e per ciò che si riferisce ai movimenti respiratorii da Baglioni: anche qui cioè gli stimoli indotti da movimenti (attivi o passivi) di nuoto negli arti determinano movimenti antagonisti.

5ª La possibilità di movimenti ritmici di nuoto limitati a *un solo arto* si connette colla esistenza di *riflessi* a carattere *antagonista* determinati da stimoli indotti da movimenti (attivi o passivi) *dell'arto stesso*.

6ª La *cute della ghiandola del codrione* possiede nell'anitra una sensibilità più spiccata agli stimoli tattili, che non quella del colombo e del pollo: questi determinano infatti nell'anitra secrezione della ghiandola stessa e l'insorgere di quel caratteristico movimento riflesso di flessione attiva del codrione verso un lato con estensione dell'arto corri-

spondente e retrazione dell'opposto, che, secondo le mie ricerche, nel colombo presentasi solo dopo *cambiamenti passivi di posizione del corpo* o *della coda* e non per stimolazione della ghiandola del codrione.

7ª Oltre ai meccanismi coordinatori per i movimenti di nuoto, il midollo lombare dell'anitra possiede meccanismi coordinatori per i *movimenti di locomozione terrestre*. Gli stimoli adeguati a fare entrare in attività i due meccanismi descritti sono diversi ma di natura fondamentalmente analoga, avendo come punto di origine le superficie sensibili delle articolazioni e della cute degli arti (*territorio recettivo proprio di Sherington*).

IV. — Considerazioni generali.

Dal punto di vista generale, i fatti suesposti rilevati nel midollo lombare dell'anitra dimostrano che:

1° *Esiste una spiccata facoltà di perfezionamento e di adattamento al sistema di vita dell'animale a carico dei meccanismi nervosi a funzione autonoma del midollo spinale.*

2° *Tale perfezionamento e tale adattamento può essere così accentuato, che una speciale posizione del corpo può rappresentare per sè lo stimolo adeguato per l'insorgere, indipendentemente dall'intervento dei centri superiori, di tutti quei movimenti, che l'animale integro in tale posizione esegue normalmente.*

3° *I movimenti di nuoto dell'anitra rappresentano un nuovo esempio (certo fra i più tipici di quelli finora descritti) dell'insorgere di movimenti ritmici alterni in virtù dei semplici meccanismi dell'inibizione riflessa e dell'innervazione antagonista.*

VI.

SULL'ESISTENZA DI RIFLESSI DI EQUILIBRAZIONE DI ORIGINE SPINALE

I. — Oggetto delle ricerche.

Dei riflessi che insorgono nelle timoniere e nel codrione del colombo a midollo lombare isolato in seguito a movimenti passivi, che si facciano compiere all'animale intorno all'asse trasversale del corpo, mi sono già occupato precedentemente. Però l'argomento mi pare così interessante, riannodandosi esso al problema tanto dibattuto del *meccanismo dell'equilibrazione corporea*, che ho creduto necessario ritornarvi sopra con nuove esperienze.

Il caratteristico riflesso di slargamento delle timoniere, che si osserva nel colombo a midollo spinale sezionato, descritto da Singer (36) e da Baglioni e Matteucci (8), è stato da me studiato nel suo determinismo e mi è sembrato di potere concludere, in base alle esperienze fatte (13), che il luogo da cui si diparte lo stimolo è la superficie interna articolare della articolazione del codrione. Io però lasciai insoluto il quesito del determinismo di quei movimenti in direzione verticale, che presenta il codrione, durante i movimenti attivi o passivi del suo corpo intorno all'asse trasversale e che hanno il significato evidente di *movimenti di equilibrazione*.

Il determinismo di tali movimenti è oscuro; traggono essi origine dai canali semicircolari o hanno un'origine esclu-

sivamente spinale o partecipano alla loro produzione anche i centri cerebrali?

Queste quistioni non sono state ancora definitivamente risolte, malgrado che alcuni autori come Trendelemburg (41) escludano la loro origine labirintica e ammettano il concetto di Singer, cioè riportino la loro origine a stimoli derivati da spostamenti passivi dei visceri, che insorgono nei movimenti del corpo dell'animale.

Ho cercato di avvicinarmi alla soluzione del problema, studiando sistematicamente il comportamento di tali riflessi, nei colombi dopo l'asportazione dei canali semicircolari e dopo la sezione del midollo spinale.

II. — Movimenti di equilibrazione del codrione dopo asportazione dei canali semicircolari.

Nell'asportazione dei canali semicircolari dei colombi ho seguito due procedimenti: o quello descritto estesamente da E. De Cyon (16, 17), cioè la incisione per tutta la loro lunghezza della parte ossea dei canali semicircolari, dopo di averli messi allo scoperto, con la punta di un ago, che si approfonda nel loro lume: o la asportazione totale con le forbici *dei canali semicircolari in toto* dopo averli scoperti e liberati dai comuni tegumenti.

Secondo che ho seguito l'un metodo o l'altro ho avuto una sindrome diversa, come può rilevarsi dall'esperienza seguente che stralcio dal protocollo.

9 Maggio 1912, ore 16. — Si liberano dai comuni integumenti le regioni ossee occipitali di un colombo: con un ago si penetra nei canali semicircolari e facendo scorrere l'ago *si apre la loro cavità.*

L'animale presenta, immediatamente, *movimenti oscillatorii* poco accentuati *del capo;* messo sul terreno cade, ma presto ritorna in posizione eretta; tiene il capo un po' abbassato.

Ore 16,20. — Si applica sui canali semicircolari aperti qualche goccia di una soluzione di stovaina al 1 %: non si nota nessun fenomeno nuovo.

Ore 16,30. — Si asporta con una forbice la regione ossea in cui giacciono i canali semicircolari prima a destra, poi a sinistra. Il collo viene piegato accentuatamente prima da destra a sinistra, poi da sinistra a destra; poi viene retratto in alto. Si ha discreta emorragia; si applica tintura di iodio prima di suturare la pelle.



Fig. 13. *Colombo alabirintico.*

Posizione assunta dall'animale incapace di reggersi sugli arti nei primi giorni dopo l'asportazione bilaterale dei canali semicircolari.

L'animale perde immediatamente *la facoltà di reggersi sugli arti; cade in avanti* e presenta intensi, energici movimenti delle ali, che non portano però al volo, ma hanno un carattere convulsivo, che ricorda i fenomeni irritativi consecutivi all'estirpazione cerebellare. Sollevato il colombo dal terreno e tenendolo per le ali, il *codrione si slarga* e così slargato e *immobile* rimane se si eseguono movimenti di *inclinazione passiva* del corpo sull'asse trasversale di esso.

10 Maggio. — L'animale si trova in una posizione di inclinazione accentuata in avanti; *il collo sta flesso ad arco verso il ventre,* il capo *poggia sul terreno colla sua superficie dorsale* (fig. 13). Se si cerca di allontanarlo da questa posizione insorgono movimenti disordinati delle ali per cui l'animale ruota intorno all'estremo cefalico del corpo; dopo qualche tempo essi cessano e l'animale torna alla posizione di prima.

Nei movimenti sull'asse trasversale, tenuto l'animale con una mano applicata alla superficie ventrale della regione pettorale, abbassando il corpo in avanti, il codrione si slarga ma non si innalza, viceversa abbassando il corpo indietro la coda si slarga ma non si abbassa.

11 Maggio. — L'animale sta nella gabbia nella caratteristica posizione suddescritta. Se si solleva l'animale dal terreno la coda si slarga ma non reagisce con movimenti di innalzamento e abbassamento nei movimenti sull'asse trasversale, ma solo con aumento di dilatazione della coda.

Se in tali condizioni si solleva verso il dorso il capo flesso accentuatamente, il codrione presenta un leggero movimento di innalzamento del codrione; se allora si eseguono movimenti di inclinazione sull'asse trasversale, si hanno movimenti del codrione *verticali*, poco accentuati.

12 Maggio. — Il colombo può reggersi in piedi appena si afferra pel becco il capo e si solleva indirettamente il collo verso il dorso.

Abbandonando il capo, il collo torna a flettersi, le ali e la coda si slargano.

Quando si facciano subire movimenti di inclinazione all'animale che si tenga col capo sollevato verso il dorso senza che i piedi siano a contatto col terreno, il codrione reagisce con movimenti in senso *verticale ai movimenti passivi sull'asse trasversale:* questi però sono meno accentuati che nel normale; diventano *perfettamente normali,* se durante i movimenti oscillatorii si fanno poggiare i piedi su un asse di *legno sottile* o *sull'indice.*

14 Maggio. — L'animale è trovato in posizione eretta a capo eretto nella gabbia; però basta l'avvicinarsi dell'osservatore perchè il collo torni a flettersi e l'animale cade in avanti e assume la posizione suddescritta, mentre insorgono energici movimenti delle ali.

20 Maggio. — Il colombo si regge più facilmente in piedi e perde meno facilmente l'equilibrio.

I riflessi del codrione sono presenti sebbene meno accentuati che nel normale.

28 Maggio. — Il colombo riesce a reggersi *in equilibrio anche su un asse trasversale;* durante i movimenti di inclinazione il codrione si innalza e si abbassa come nel normale. Però il colombo perde facilmente la facoltà di tenersi in equilibrio su un asse trasversale. Quando il colombo sta sul terreno pur potendo stare in posizione eretta, non è in grado di locomoversi nè di alzarsi da sè.



Fig. 14. *Colombo alabirintico.*

Movimento riflesso di sollevamento dorsale del codrione durante la rotazione in avanti dell'asse su cui l'animale si tiene in equilibrio, 25 giorni dopo l'operazione.

5 Giugno. — Il colombo presenta gli stessi fenomeni generali dei giorni precedenti:

Esso riesce a tenersi in posizione eretta e per qualche minuto può rimanere anche in equilibrio su un asse trasversalmente disposto: in questo caso i movimenti, che compie il codrione in senso verticale in alto o in basso. secondo il movimento di inclinazione del corpo, sono *accentuatissimi.* Se si inclina l'asse su cui poggia in avanti, in modo che l'estremo anteriore del corpo tende ad abbassarsi, il *codrione* si *innalza verso il dorso* (fig. 14), se si inclina l'asse indietro, in modo che sia l'estremo posteriore ad abbassarsi il *codrione si abbassa verso il ventre* (fig. 15). Se si prende il colombo

e si fanno compiere al suo corpo movimenti sull'asse trasversale, senza che i piedi siano a contatto colla mano, ma facendo in modo che il collo non stia nella ordinaria posizione di abnorme flessione, tali movimenti del codrione insor-



Fig. 15. *Colombo alabirintico.*

Movimento di flessione ventrale del codrione durante la rotazione indietro dell'asse su cui l'animale si tiene in equilibrio.

gono in *modo evidente,* pur non *essendo così accentuati* come nel caso precedente.

20 Giugno. Il colombo è ancora in vita e presenta una più spiccata capacità a mantenersi in equilibrio.

Ho rilevato nei colombi così operati un fatto, che coincide con le osservazioni su cui, con ricerche recentissime, Magnus e Kleijn (28) richiamano l'attenzione. Essi hanno dimostrato l'influenza che i *cambiamenti di posizione del collo,* indipendentemente dalla presenza dei canali semicircolari, esercitano sul tono e sulla posizione degli arti: questi riflessi che si possono rilevare nei gatti e nei cani sono stati indicati col nome di « *Halsreflexe* ». Nel colombo alabirintico ho potuto rilevare l'esistenza di « Halsreflexe » in rapporto al codrione: mentre mi riserbo di studiarli più estesamente, posso

fin da ora affermare, che la *flessione* ventrale del collo determina nel colombo alabirintico abbassamento del codrione, il *sollevamento del collo* verso il dorso determina *innalzamento* del codrione.

Nei colombi in cui ho praticato la semplice apertura *unilaterale* dei canali semicircolari, col metodo di De Cyon, io ho osservato un comportamento normale nei primi giorni. *Solo dopo qualche giorno* dall'operazione ho osservato un incurvamento e una torsione del collo dal lato non operato verso il lato operato, che progrediscono sempre finchè si stabilisce un comportamento analogo a quello del colombo cui si siano asportati i canali semicircolari *in toto*.

In questi casi io ho osservato spesso come il colombo *perde la facoltà di muoversi in avanti:* in genere minacciato non si muove, o, se si muove, va costantemente a ritroso.

I movimenti di equilibrazione del codrione sono *perfettamente normali*, se il colombo poggia coi piedi su un asse trasversale o su un dito; sono *presenti* ma *considerevolmente indeboliti* se i movimenti passivi si fanno eseguire tenendo il colombo sospeso, senza che i piedi vengano a contatto col terreno o con un corpo qualunque.

Dopo un certo periodo di tempo (10-15 giorni) per fenomeni compensatorî il colombo riacquista un comportamento quasi normale sia nella locomozione che nella stazione eretta.

Ho tentato anche la estirpazione sui colombi neonati dei canali semicircolari. Sui neonati la estirpazione dei canali semicircolari non è stata finora tentata da alcuno per quanto io mi sappia.

Data l'esistenza anche nel colombo neonato, dei movimenti verticali del codrione (che è allo stato rudimentale), a me interessava ricercare, se fosse possibile di rilevare i segni sicuri di una attività funzionale dei canali semicircolari

anche nel neonato e di conoscere i rapporti eventuali che essi hanno coi movimenti del codrione.

A causa della difficoltà di procurarmi il materiale di esperimento posso riportare solo un'esperienza, essendo due altri piccioni neonati morti immediatamente dopo l'atto operativo; essa è sufficiente, come vedremo, per farci affermare l'*esistenza di un'attività funzionale del labirinto anche nel neonato.*

Colombo nato il 12 Maggio 1912.

13 Maggio. — I movimenti del codrione di flessione dorsale o ventrale, secondo che si inclina il corpo in avanti o all'indietro, sono presenti; si può constatare che se durante i movimenti di inclinazione in avanti del corpo il capo si tiene *immobile* in posizione deflessa, il movimento di innalzamento del codrione *manca,* mentre è più accentuato se si permette al capo di spostarsi in avanti.



Fig. 16. *Colombo neonato.*

Flessione del collo a destra ed estensione dell'arto sinistro in seguito a lesione dei canali semicircolari di destra.

Si mettono allo scoperto i canali semicircolari di destra: con un ago si apre la loro cavità. Subito dopo il collo presenta continui movimenti oscillatorii, quindi si flette attivamente verso destra e in tale posizione di flessione laterale permane anche se si cerca di allontanarlo. *L'ala destra e l'arto destro si presentano retratti, l'arto sinistro si presenta esteso e l'ala sinistra leggermente più estesa della destra* (fig. 16).

L'animale presenta inoltre movimenti disordinati, per cui perde facilmente la posizione, che i piccioni normali assumono.

14, 15, 16, 17 Maggio. — L'animale assume quasi sempre la posizione caratteristica che si osserva nella fig. 16.

Il collo sta piegato fortemente a destra e l'arto sinistro sta quasi sempre in posizione di estensione, mentre ciò non si rileva mai per l'arto destro.

Lasciato a sè compie movimenti disordinati di rotazione sull'asse longitudinale.

Nei movimenti sull'asse trasversale il codrione presenta *movimenti assai meno accentuati in senso verticale;* questi si ottengono in genere solo se i movimenti di inclinazione sono molto accentuati.

Il 18 si trova morto per inanizione, avendo la madre rifiutato di cibarlo e di riscaldarlo.

In una forma sintetica così possono riassumersi i fatti osservati nelle mie esperienze:

1° Nel colombo adulto la estirpazione e la lesione dei canali semicircolari anche bilaterale *non produce un'abolizione dei movimenti di equilibrazione della coda.*

Si ha una scomparsa di essi passeggera dopo l'estirpazione bilaterale dei canali; dopo un certo periodo di giorni i riflessi del codrione ricompaiono.

In ogni caso essi sono *perfettamente normali,* cioè spiccatamente accentuati, se durante i movimenti di inclinazione del corpo i *piedi* vengono *a contatto* con *un corpo solido* e gli arti accompagnano i movimenti di tutto il corpo; in altre condizioni essi, pur essendo presenti, sono molto meno accentuati.

Nel neonato l'estirpazione unilaterale permette di osservare una considerevole attenuazione di tali movimenti a carico del codrione.

2° Per ciò che riguarda la sindrome generale alabirintica a me sembra da rilevare il fatto che nella lesione *unilaterale* dei *canali semicircolari* i fenomeni che sono così imponenti dopo alcuni giorni (cioè *torsione del collo dal lato sano verso il lato operato*) non si *osservano subito dopo la lesione* e si *stabiliscono gradualmente:* ciò porterebbe a pensare, che essi non sono collegati solamente alla fuoriuscita della linfa, ma anche dipendono dalla *perdita completa della vitalità delle cellule sensitive, dell'epitelio dei canali stessi, che avviene verosimilmente in modo lento.*

3° Nel colombo neonato già dai primi giorni l'attività funzionale dei canali semicircolari è presente.

È da notare inoltre il fatto che nel colombo neonato, analogamente a quanto ebbe a rilevare nella rana Wlassak (citato da Gaglio (22)) per estirpazione *unilaterale dei canali semicircolari,* si ha un predominio di azione dei muscoli *flessori e adduttori della metà del corpo operata, e degli estensori ed adduttori della metà opposta.*

4° In linea generale questi fatti, che dimostrano *l'indipendenza dei movimenti di equilibrazione del codrione del colombo dalla attività dei canali semicircolari,* mi sembra rappresentino un nuovo elemento a favore di quella teoria, che *non fa dei canali semicircolari gli organi di senso esclusivi della equilibrazione del corpo* (Luciani (27)).

III. — Movimenti di equilibrazione del codrione dopo sezione del midollo spinale.

Nel colombo dopo la sezione del midollo spinale i riflessi del codrione in senso verticale in genere vengono quasi a scomparire: in alcuni colombi ma non in tutti *possono* osservarsi durante i movimenti di inclinazione, che si fanno subire al colombo tenendolo per le ali, movimenti di sollevamento dorsale e di abbassamento ventrale del codrione.

Però essi paragonati a quelli che si osservano nel normale sono lievissimi.

Il movimento di abbassamento del codrione accompagnato a slargamento si ha nettissimo se si flettono i due arti. Se i due arti si estendono e si portano in avanti in alcuni casi si ha un accenno a movimenti di sollevamento del codrione.

In colombi cui ho iniettato frazioni di milligrammo di stricnina, come si vedrà meglio nel seguente capitolo, ho potuto osservare che, se pure prima il codrione non reagisce ai movimenti di inclinazione, dopo col rinforzarsi di altri riflessi normali, i movimenti del codrione *diventano accentuati* come nel normale: basta eseguire (tenendo il colombo per le ali) un movimento lievissimo sull'asse trasversale in modo da *abbassare l'estremo cefalico* perchè il codrione faccia *un movimento rapido di accentuato sollevamento verso il dorso e slargamento contemporaneo delle timoniere*, come nel colombo normale.

Un analogo movimento si ottiene pure esercitando una lievissima *pressione sulla superficie dorsale dell'articolazione del codrione*, anche nel colombo lombare non trattato con stricnina.

I fatti principali che ho rilevati nel corso delle mie esperienze possono così riassumersi:

1° Nel midollo lombare del colombo esistono *meccanismi nervosi*, che permettono l'insorgere *di movimenti di equilibrazione* del codrione; l'*attività* di questi meccanismi però, nel midollo lombare separato dai centri, è *debole*.

2° Il movimento di abbassamento ventrale del codrione è nettamente collegato al movimento di flessione degli arti; non può dirsi lo stesso del movimento di innalzamento del codrione.

3° Quest'ultimo, che nel colombo a midollo spinale sezionato è appena accennato e non è costante, diventa *accentuato*, come nel normale, e costante nei movimenti di incli-

nazione del corpo in avanti se si iniettino sotto la cute frazioni piccolissime di *stricnina* (0,0001) le quali elevando leggermente la eccitabilità delle cellule sensitive rinforzano gli stimoli, che ad esse giungono dalla periferia e li rendono efficaci.

4° Lo stimolo in questo caso origina in parte (senza escludere assolutamente la partecipazione dei visceri) dalla *superficie sensitiva interna dell'articolazione del codrione.*

IV. — **Conclusioni.**

Se vogliamo mettere d'accordo le conclusioni tratte dai fatti osservati dopo l'estirpazione dei canali semicircolari e dopo la sezione del midollo spinale circa il determinismo dei movimenti di equilibrazione del codrione, possiamo venire alle seguenti conclusioni:

1ª I *canali semicircolari* non sono gli organi di senso da cui dipendono *i movimenti di equilibrazione del codrione* nel colombo.

2ª Nel *midollo lombare del colombo* esistono *centri autonomi* capaci in via riflessa di far insorgere tali movimenti.

L'autonomia di questi centri è però *meno spiccata* di quella dei centri, che presiedono alla *locomozione* nel colombo e nel pollo e al nuoto nell'anitra.

Infatti gli stimoli periferici adeguati non sono sempre efficaci, senza l'intervento dei centri superiori, a destare i riflessi in quistione: è necessario rinforzarne l'azione sperimentalmente (stricnina) per renderne l'efficacia costante ed evidente.

3ª Nel *colombo integro* i *centri nervosi superiori* partecipano attivamente all'insorgere di tali riflessi: infatti nel colombo normale o alabirintico il contatto dei piedi col terreno durante i movimenti di inclinazione del corpo determina una forte accentuazione di tali movimenti, che manca

nel colombo a midollo lombare separato dai centri superiori. Ciò si deve probabilmente all'esistenza di centri sensitivi situati nel bulbo, analoghi ai centri sensitivi per gli arti posteriori messi in evidenza da Baglioni (7) nel bulbo del rospo.

VII.

SULL'AZIONE DELLA STRICNINA E DEL CURARO SUI CENTRI AUTONOMI LOMBARI

I. — Modificazioni dei fenomeni di shock sotto l'influenza della stricnina.

Mi è sembrato non privo di interesse di studiare quale influenza abbia *sulle attività autonome del midollo lombare*, che per effetto dello shock vengono, subito dopo il *taglio* del midollo spinale, abolite, la *stricnina* iniettata in dosi piccolissime tali, che mentre non sia capace di destare fenomeni convulsivi, pure possa esplicare la sua azione sulle cellule nervose sensitive.

Ricerche in tal senso non sono state, che io mi sappia, finora eseguite: pure è evidente che esse non sono prive di interesse sia dal punto di vista teorico che da quello pratico.

In 4 colombi dopo avere proceduto alla sezione del midollo spinale superiormente al rigonfiamento lombare, cessati i fenomeni immediati irritativi, stabilitisi i fenomeni di shock, ho proceduto alla iniezione sotto cute di 1 o 2 decimi di milligrammo di nitrato di stricnina. In altri 3 colombi in cui ho oltrepassato tale dose anche di poco sono insorte violente convulsioni stricniche, e in pochi minuti è sopravvenuta la morte quasi istantanea per asfissia.

Esperienze.

Esperienza 1ª. — 21 maggio 1912.

Ore 16,45. — Si seziona a un colombo fissato nell'apparecchio di Trendelenburg il midollo spinale superiormente al rigonfiamento lombare. Subito dopo la sezione si osservano i caratteristici movimenti laterali della coda a ritmo lento. Essi vanno diminuendo e finiscono col cessare.

Ore 17. — Il treno posteriore è sotto l'*azione dello shock*. Stimoli della ghiandola del codrione determinano movimenti della coda. Gli arti stanno in stato di semiparesi in posizione di semiflessione. Compressioni sulle dita determinano retrazione dell'arto.

I riflessi in rapporto alla sensibilità interna e alla locomozione mancano. La flessione accentuata e lo spostamento in avanti di un arto non determinano la estensione dell'arto opposto, ma un lieve movimento a carico delle dita, così la estensione di un arto non determina la estensione dell'arto opposto.

La flessione del codrione da un lato non determina il caratteristico riflesso alterno degli arti, nè lo determina la forte pressione esercitata su un estremo laterale dell'articolazione del codrione.

Il riflesso tonico di estensione manca.

Ore 17, 5. — Si inietta sotto cute nella regione lombare di destra con una siringa di Pravaz un centesimo di cc. di una soluzione all'1 °/₀₀ di nitrato di stricnina (0,0001).

Ore 17,8. — Si osserva un'evidente aumento della sensibilità e un aumento nel numero dei riflessi e nella loro chiarezza. La flessione di un arto determina l'estensione accentuata con dilatazione delle dita dell'arto opposto.

La estensione determina non sempre una retrazione completa dell'arto opposto, ma costantemente un accenno a un movimento di retrazione.

Ciò avviene sia che si esegua il movimento passivo in un arto, sia che si esegua nell'arto opposto.

Ore 17,15. — Si inietta un mezzo decimo di milligrammo di nitrato di stricnina nella regione lombare sinistra.

Ore 17,20. — I riflessi normali alterni degli arti sono più evidenti.

Il riflesso alterno degli arti in rapporto alla flessione passiva laterale del codrione è presente; costantemente si ha un movimento di estensione limitato all'arto dal lato verso cui la flessione passiva si è eseguita. Il riflesso è anche più evidente, se si esercita una pressione su un estremo laterale dell'articolazione del codrione; si osserva costantemente un movimento di estensione dell'arto dal lato stimolato.

Il codrione stesso reagisce ai movimenti passivi sull'asse trasversale: basta eseguire un movimento lievissimo sull'asse trasversale in modo da abbassare l'estremo cefalico, perchè il codrione eseguisca un *movimento rapido di accentuato sollevamento verso il dorso e slargamento contemporaneo delle timoniere* come nel colombo normale.

Il riflesso analogo si ottiene, se si esercita una lievissima pressione sulla superficie dorsale in *corrispondenza dell'articolazione del codrione:* in questo caso però è visibile, accanto al sollevamento del codrione, un lieve movimento di sgambettio degli arti.

Nel movimento opposto per cui si ha abbassamento dell'estremo caudale non si osserva un evidente movimento di flessione ventrale del codrione.

A una compressione esercitata sull'estremo di un dito, l'arto reagisce con movimenti ripetuti di estensione e flessione e spesso di retrazione, mentre *l'arto opposto si estende.*

La sensibilità della cute delle piante dei piedi è spiccatissima: un lieve contatto determina un movimento di retrazione.

Esercitando ripetute pressioni sulla faccia plantare dei piedi colle dita, si hanno spesso movimenti di estensione, e una leggera resistenza alle flessioni passive dell'arto. Un riflesso tonico di estensione duratura è difficile ottenerlo.

Ore 17,45. — I riflessi suddescritti tendono a diminuire di evidenza; spesso falliscono gli stimoli, che prima erano evidenti.

Ore 18. — Nei movimenti lievi sull'asse trasversale il codrione non reagisce che qualche rara volta.

Ore 18,15. — I riflessi alterni degli arti per movimenti passivi impressi ai medesimi e i riflessi alterni degli arti in seguito alla flessione laterale del codrione sono spariti *completamente*.

Gli arti si presentano insensibili non solo a lievi pressioni, ma anche a compressioni lievi; solo forti compressioni determinano un movimento di retrazione dell'arto stimolato, che non è accompagnato *mai* dall'estensione dell'arto opposto.

Compressioni sulla superficie dorsale dell'articolazione del codrione determinano il sollevamento del codrione, ma solo un lieve movimento a carico degli arti.

Esperienze 2ª, 3ª e 4ª. — I fatti osservati sono uguali a quelli suddescritti; qualche differenza si è potuta rilevare, nell'intensità con cui i fenomeni di shock si sono presentati inizialmente: infatti in alcuni colombi subito dopo la sezione del midollo è presenta un numero maggiore di riflessi.

Risultati e considerazioni. — I risultati principali ottenuti sono i seguenti:

1° Dosi minime di stricnina (1-2 decimi di milligrammo) iniettate sotto cute nel colombo in cui sono presenti i feno-

meni di shock in seguito a sezione del midollo spinale, sono capaci, senza indurre convulsioni strichiche, di permettere l'insorgere dei riflessi normali, dipendenti dalla sensibilità articolare-muscolare, i quali erano assenti prima dell'iniezione.

2° Tali riflessi per i loro caratteri e per le condizioni in cui insorgono, *sono assolutamente normali*; qualcuno di essi (movimento di innalzamento del codrione) è evidente più di quel che non sia nel colombo lombare in condizioni normali.

3° Il ritorno della normale attività riflessa del midollo lombare sotto l'azione della stricnina è passeggero. Dopo un breve periodo di tempo variabile (30'-60') i fenomeni di shock si ripresentano e spesso più accentuati di quello che non fossero prima dell'iniezione di stricnina.

La conclusione generale che scaturisce da questi fatti è la seguente: *Dosi piccolissime di stricnina valgano a fare ricomparire temporaneamente le attività normali autonome del midollo lombare, che a causa dello shock sono sospese.* Cessata l'azione della stricnina i fenomeni di shock si ripresentano con intensità uguale a quella che avevano prima dell'iniezione e qualche volta anche maggiore.

Credo necessario fare rilevare, che questa sospensione dei fenomeni di shock, è dovuta *non* a un'azione *diretta*, ma a un'azione indiretta della stricnina sulle cause, che producono lo shock nervoso.

Lo shock infatti è essenzialmente determinato dal fatto che le cellule motrici abituate ad agire normalmente sotto l'azione degli impulsi nervosi, che vengono ad un tempo dalle cellule sensitive e dalle cellule dei centri cerebrali, in cui giunge e da cui si riflette contemporaneamente lo stimolo periferico, private bruscamente di questa influenza, diventano *temporaneamente insensibili* all'eccitamento che giunge loro dalle sole cellule spinali; perchè tale eccitamento si

renda efficace è necessario che sia più energico; questo effetto è determinato appunto dalla *stricnina*, la quale, elevando la eccitabilità delle cellule sensitive (Baglioni (7)), *rende gli stimoli normali più forti e quindi efficaci.* A confortare tale interpretazione sta il fatto che i riflessi che, normalmente, dopo la sezione persistono evidenti, sono quelli determinati dagli stimoli energici (stimoli dolorosi).

II. — L'azione convulsivante del curaro sul midollo lombare isolato.

Nello studio dell'azione del curaro sul midollo spinale una delle maggiori difficoltà che si incontrano è rappresentata dalla diffusione del farmaco in circolo e dalla sua rapida azione periferica, che è essenzialmente antagonista alla prima.

Per evitare questo inconveniente si è ricorso nelle rane alla legatura del cuore, prima di applicare il curaro sul midollo spinale messo allo scoperto. Il Tillie (40) seguendo questo procedimento e usando soluzioni diluitissime di curarina osservò nel 1888 evidenti fenomeni di convulsioni a tipo stricnico. Questo procedimento non può applicarsi agli animali a sangue caldo. Io ho pensato perciò di servirmi, per sperimentare l'azione centrale del curaro sugli animali a sangue caldo, del colombo lombare, nel quale essendo interrotta insieme col midollo la vena midollare posteriore, è presumibilmente impedita la via alla diffusione periferica del farmaco.

La mia aspettativa è stata confermata dai risultati sperimentali.

Io ho potuto rilevare, che applicando un batuffolo di cotone idrofilo imbevuto di soluzione di curaro all'1 °/₀ sulla superficie dorsale del midollo spinale del colombo, non è possibile rilevare che un'incapacità passeggera o duratura a reggersi in piedi dell'animale; insitendo nell'applicazione

del batuffolo dopo una mezz'ora o più l'animale muore, coi sintomi dell'avvelenamento curarico.

Nei colombi col midollo lombare separato dai centri superiori, mediante sezione del midollo spinale, l'applicazione di batuffoli di cotone idrofilo imbevuti di soluzione di curaro all'1 °/₀ (ove anche sia prolungata, per qualche ora, e per quanto è possibile venga allontanato il sangue che è sempre presente a causa di emorragie inevitabili) non determina la morte dell'animale, ma non lascia rilevare alcun fenomeno convulsivo.

Se invece con una siringa di Pravaz si inietta qualche goccia della soluzione di curaro in seno al midollo lombare, allora insorge un quadro imponente di movimenti convulsivi clonico-tonici a carico degli arti e della coda, che può durare parecchie ore e a cui l'animale sopravvive.

Esiste subito dopo l'iniezione un periodo di tempo variabile da 5 a 20 minuti in cui non si presentano fenomeni solenni, tranne in qualche caso un *lieve aumento della temperatura di pochi centigradi.* Si cominciano a notare quindi, dapprima delle contrazioni isolate delle dita dei piedi, o qualche movimento isolato di retrazione di tutto l'arto. Questi movimenti si fanno presto più frequenti, assumono i caratteri di movimenti clonico-tonici e poi di contrazioni toniche con estensione duratura degli arti cui partecipa la coda con flessione ventrale e slargamento delle timoniere. Tali accessi insorgono spesso sotto l'azione di stimoli lievissimi (soffio) o apparentemente spontanei.

Un fatto che merita rilievo si è la mancanza dell'azione convulsiva del curaro, ove si applichi sulla superficie dorsale del midollo spinale del colombo, e la sua grande efficacia nel destare fenomeni convulsivi, se si inietta nella sostanza nervosa del midollo: ciò ricorda l'osservazione fatta nel cane da PAGANO (30) che trovò inefficaci iniezioni di curaro fatte

sotto la dura madre spinale ed efficacissime iniezioni fatte in seno stesso alla sostanza nervosa.

Ad impedire l'azione del curaro applicato sulla superficie dorsale del midollo lombare del colombo, deve certo contribuire la presenza di sangue, che è inevitabile per l'emorragia che si produce nei tentativi di allontanamento della pia madre.

Ma non è probabilmente questa la sola ragione della mancanza della sua azione convulsiva; poichè in alcune esperienze in cui ho messo allo scoperto il *rigonfiamento cervicale* (che, molto più facilmente del rigonfiamento lombare, può liberarsi dai vasi e dal sangue) applicando anche per 30 minuti un batuffolo di ovatta, inzuppato di soluzione di curaro attiva sulla superficie dorsale del medesimo, non ho ottenuti fenomeni convulsivi.

Fino a che punto ciò dipenda dalla debole concentrazione della sostanza attiva nella soluzione commerciale o piuttosto dalla difficoltà che alla diffusione di essa fino alle cellule nervose oppone la sostanza bianca non saprei dire; mi riprometto di stabilirlo con ulteriori ricerche. Richiamo intanto l'attenzione su questi due fatti:

1° Il curaro ha un'azione convulsivante netta se si inietta, anche in dosi piccolissime, nella profondità della sostanza nervosa del midollo spinale del colombo; tale azione non è nettamente rilevabile nelle applicazioni delle soluzioni di curaro sulla superficie dorsale del midollo spinale del colombo.

2° A mettere in rilievo l'azione convulsiva del curaro sul midollo spinale, il colombo lombare si presta meglio della rana a cuore legato che è il preparato più usato attualmente a tal uopo nei laboratorii di fisiologia e farmacologia.

VIII.

CONCLUSIONI GENERALI

Le conclusioni di indole generale che si ricavano da quelle ottenute nelle singole serie di esperienze sono le seguenti:

1ª Il midollo spinale lombare degli uccelli (*Columba domestica*, *Gallus italicus*, *Anas domestica*) è dotato di una spiccata autonomia funzionale.

2ª Esistono nel midollo lombare di questi animali meccanismi nervosi i quali, indipendentemente dall'influenza dei centri superiori, mentre permettono l'attuarsi della coordinazione dei movimenti di locomozione degli arti, sono atti a destare adeguati riflessi di equilibrazione durante speciali cambiamenti di posizione del corpo dell'animale.

3ª La natura di tali meccanismi nervosi è riflessa; tra essi occupano un posto notevole i meccanismi della inibizione riflessa e della innervazione antagonista.

4ª Il punto di partenza degli stimoli capaci di fare entrare in attività i meccanismi che presiedono non solo ai movimenti di locomozione degli arti, ma in parte anche ai movimenti di equilibrazione del codrione è rappresentato in linea generale dalle superfici articolari-muscolari degli arti e del codrione. Tali stimoli insorgono non solo in seguito ai movimenti che agli arti o alla coda imprime lo sperimentatore, ma anche in seguito ad alcuni movimenti che ad essi imprime la forza della gravità.

5ª Tale autonomia funzionale esiste non solo nel midollo lombare degli animali adulti, ma anche in quello dei neonati.

I meccanismi nervosi lombari, che presiedono alla coordinazione dei movimenti di locomozione degli arti sono già attivi nel colombo 24 ore dopo la sua uscita dall'uovo, quando ancora esso è incapace di locomoversi.

Questo fatto, insieme con l'esistenza di movimenti di equilibrazione del codrione, nell'epoca in cui l'animale è incapace di locomoversi e presenta ancora le palpebre chiuse, dimostra la notevole indipendenza dello sviluppo ontogenetico dei meccanismi nervosi spinali dai centri encefalici e dagli stimoli esterni.

6ª I fatti illustrati dalle presenti ricerche in rapporto alle attività sensitivo-motrici del midollo lombare degli uccelli accordandosi con quanto ci è noto per rispetto alle funzioni del midollo lombare del cane, valgono ancora meglio a dimostrare, che se nel midollo spinale dei vertebrati non esiste l'autonomia funzionale di ogni singolo segmento, esiste l'autonomia collettiva di parecchi di questi segmenti che hanno perduto un'individualità propria; questa forma di autonomia che si riscontra specialmente nel midollo spinale dei vertebrati potrebbe indicarsi col nome di « *autonomia plurisegmentale* » per distinguerla dall'autonomia segmentale pura, che si riscontra in molti invertebrati.

Nel por fine al presente lavoro rivolgo i miei ringraziamenti al mio maestro professore Luciani, e esprimo i sensi della mia gratitudine al professore Silvestro Baglioni, che mi è stato largo del suo aiuto e dei suoi consigli sapienti.

BIBLIOGRAFIA

1. **Aducco.** — *Modificazioni dell'eccitabilità dei centri nervosi nei primi giorni della vita.* Arch. ital. de biologie, XVIII, 1, 1892.

2. **Babàc E.** — *Ueber die Entwickelung der locomotorischen Coordinationsthätigkeit im Rückenmarke des Frosches.* Pflügers Archiv, XCIII, 134, 1903.

3. **Babàc E.** — *Zur ontogenetischen und philogenetischen Betrachtung der Funktionen des Zentralnervensistems, insbesondere des Rückenmarksshocks.* Zentralblatt f. Physiol., XXIII, 151, 1909.

4. **Baglioni S.** — *Zur Analyse der Reflexfunktion.* Wiesbaden, 1906, S. 25.

5. **Baglioni S.** — *Handbuch der vergleich. Physiol.* Band 4: *Physiologie der Reizaufnahme, Reizleitung und Reizbeantwortung.* Jena, 1911.

6. **Baglioni S.** — *Contributo alla fisiologia sperimentale dei movimenti riflessi.* Archivio di fisiologia, vol. I, 1904.

7. **Baglioni S.** — *Contributi alla fisiologia generale dei centri nervosi.* Zeitschrift f. allgemeine Physiologie, Band 9, S. 48, 1909.

8. **Baglioni e Matteucci.** — *Sui riflessi del midollo lombare del colombo.* Archivio di fisiologia, vol. VIII, fasc. 1, 1909.

9. **Bickel A.** — *Beiträge zu der Lehre von den Bewegungen der Wirbelthiere.* Pflügers Archiv, Band 65, 1896.

10. **Bichowski.** — *Reflexstudien.* Deutsche Zeitschr. f. Nervenheilk., XXXIV, H. 2, 1908.

11. **Cattaneo.** — *Sopra alcuni riflessi della prima infanzia.* Jahrb. f. Rinderheilkunde, LV, 1902.

12. **Cesana G.** — *Lo sviluppo ontogenetico degli atti riflessi.* Archivio di fisiologia, vol. IX, 1910.

13. **Clementi A.** — *Analisi sperimentale di alcuni riflessi del midollo lombare del colombo.* Archivio di fisiologia, vol. VIII, 513, 1910.

14. **Clementi A.** — *Sui meccanismi nervosi che regolano la coordinazione dei movimenti locomotori nei Diplopodi.* Zoologischen Jahrbüchern. Abteilung f. allgem. Physiologie, XXXI, 229, 1912.

15. **Clementi A.** — *Sull'attuazione della legge di Baglioni dei movimenti riflessi da stimoli nocivi nella « Furficula auricularia »*. Zeitschrift f. allgemeine Physiologie, XIII, 135, 1911.

16. **De Cyon E.** — *Das Ohrlabirinth.* Berlin, 1908.

17. **De Cyon E.** — *Metodik der physiologischen Experimente und Vivisektionen.* Mit Atlas. St. Petersburg, 1874.

18. **Fano.** — *Sullo sviluppo della funzione cardiaca nell'embrione.* Lo Sperimentale, 1885.

19. **Flechsig.** — *Die Leitungsbahnen im Gehirn und Rückenmarke des Menschen.* Leipzig, 1876.

20. **Friedländer.** — *Untersuchungen über das Rückenmark und das Kleinhirn der Vögel.* Neurolog. Centralblatt, Jahr. 17, No. 8, S. 351.

21. **Freusberg.** — *Reflexbewegungen beim Hunde.* Pflügers Archiv, Band 9, 1874.

22. **Gaglio G.** — *Esperienze sull'anestesia del labirinto dell'orecchio nei pesci-cani (Scyllium catulus).* Atti Accademia dei Lincei, vol. XI, 277, 1902.

23. **Giardina.** — *I muscoli metamerici delle larve di Anuri e la teoria segmentale di Loeb.* Arch. f. Entwickelungsmeck, XXIII, H. 2, 1907.

24. **Goltz und Freusberg.** — *Ueber die Funktionen des Lendenmarks des Hundes.* Pflügers Archiv, B. 8, 1874.

25. **Levi.** — *Di alcuni rapporti tra struttura e funzione negli animali.* Atti della Società pel progresso delle Scienze, 13ª riunione, pag. 435, 1909.

26. **Loeb.** — *Fisiologia comparata del cervello e psicologia comparata.* Sandron, Palermo, 1907.

27. **Luciani.** — *Fisiologia dell'uomo.* Vol. IV, cap. 2°: *I sensi interni degli organi.* Milano.

28. **Magnus R. und de Kleiyn A.** — *Die Abhändigkeit des Tonus der Extremitätenmuskeln von der Kopfstellung.* Pflügers Archiv, B. 145, H. 10, 1912.

29. **Minzer und Wiener.** — *Beiträge zur Analomie und Physiologie des Centralnervensistems der Taube.* Monatschrift Psych. und Neurologie, B. 3, H. 5, S. 379.

30. **Pagano.** — *Saggio di localizzazioni cerebellari.* Rivista di Patologia mentale e nervosa, IX, 1904.

31. **Philipson.** — *L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux.* Bruxelles, 1905.

32. **Preyer.** — *Physiologie des Embryo.* Leipzig, 1885.

33. **Schiff M.** – *Lehrbuch der Physiologie,* 1858, 196.

34. **Sherington.** — *Integrative action of nervous sistems.* London, 1906.

35. **Sherington.** — *Le rôle de l'inhibition réflexe.* Scientia, vol. IX, anno 5, 1911.

36. **Singer S.** — *Zur Kenntniss der motorischen Functionen des Lendenmarkes der Taube.* Sitzungsber. d. math. naturw. Cl. d. Akad. d. Wissens. zu Wien, LXXXIX, Abt. 3, 1884.

37. **Steiner.** — *Die Funktionen des Centralnervensistems und Ihre Phylogenese.* Brunswick, 1900.

38. **Tarchanoff S.** — *Ueber automatischen Bewegungen bei Enthaupteten Enten.* Pflügers Archiv, vol. 33, 1884.

39. **Tarchanoff S.** — *Mouvements forcés des Canards décapités.* C. R. Soc. de Biologie, 1895.

40. **Tillie S.** — *Ueber die Wirkungen der Curaro und seiner Alkaloide.* Arch. f. experimentelle Patholog. und Pharmac. B. 27, 1888.

41. **Trendelemburg.** — *Ueber die Bewegung der Vögel nach Durchschneidung hinterer Rückenmarkswurzeln.* Archiv f. Anatomie und Physiologie, 1906.

42. **Wlassack.** — (Citato da **Gaglio**).
